# BULLETIN
# du MUSÉUM NATIONAL d'HISTOIRE NATURELLE

PUBLICATION BIMESTRIELLE

## zoologie

## 296

N° 426 JANVIER-FÉVRIER 1977

BULLETIN
du
MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE
57, rue Cuvier, 75005 Paris

---



---

Le *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*, revue bimestrielle, paraît depuis 1895 et publie des travaux originaux relatifs aux diverses branches de la Science.

Les tomes 1 à 34 (1895-1928), constituant la 1re série, et les tomes 1 à 42 (1929-1970), constituant la 2e série, étaient formés de fascicules regroupant des articles divers.

A partir de 1971, le *Bulletin* 3e série est divisé en six sections (Zoologie — Botanique — Sciences de la Terre — Sciences de l'Homme — Sciences physico-chimiques — Écologie générale) et les articles paraissent, en principe, par fascicules séparés.

S'adresser :

— pour les **échanges**, à la Bibliothèque centrale du Muséum national d'Histoire naturelle, 38, rue Geoffroy-Saint-Hilaire, 75005 Paris (C.C.P., Paris 9062-62) ;
— pour les **abonnements** et les **achats au numéro**, à la Librairie du Muséum, 36, rue Geoffroy-Saint-Hilaire, 75005 Paris (C.C.P., Paris 17591-12 — Crédit Lyonnais, agence Y-425) ;
— pour tout ce qui concerne la **rédaction**, au Secrétariat du *Bulletin*, 57, rue Cuvier, 75005 Paris.

Abonnements pour l'année 1977

Abonnement général : France, 530 F ; Étranger, 580 F.
Zoologie : France, 410 F ; Étranger, 450 F.
Sciences de la Terre : France, 110 F ; Étranger, 120 F.
Botanique : France, 80 F ; Étranger, 90 F.
Écologie générale : France, 70 F ; Étranger, 80 F.
Sciences physico-chimiques : France, 25 F ; Étranger, 30 F.

*International Standard Serial Number (ISSN) : 0027-4070.*

*BULLETIN DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE*
3e série, nº 426, janvier-février 1977, Zoologie 296

# Les Bourgueticrinina (Crinoidea) recueillis par la « Thalassa » dans le golfe de Gascogne : anatomie comparée des pédoncules et systématique

par Michel Roux *

**Résumé.** — Une intéressante faune de Crinoïdes pédonculés (Bourgueticrinina) a été recueillie lors des récentes campagnes océanographiques de la « Thalassa » dans le golfe de Gascogne. Elle est étudiée et fournit l'occasion d'une mise au point et d'une discussion de la classification des Bourgueticrinina actuellement admise. L'ontogenèse et la croissance des pédoncules ainsi que l'évolution de leurs articulations montrent des stades d'organisation qui suggèrent des relations phylogénétiques dont les conséquences du point de vue systématique sont envisagées. Elles remettent en cause la validité de la distinction classique entre les Phrynocrinidae et les Bathycrinidae.

**Abstract.** — An attractive fauna of stalked Crinoids (Bourgueticrinina) was found during the last " Thalassa " expeditions in the Bay of Biscay. With a study of this crinoids, a restatement and a discussion of the classification of Bourgueticrinina is given. Ontogeny and growth of the stems and joint morphogenesis show several organization stages and suggest phylogeny and its consequences about systematics. A revision of the usual distinction between Phrynocrinidae and Bathycrinidae will be necessary.

---

## SOMMAIRE



* *Laboratoire de Paléontologie, Bât. 504, Université Paris-Sud, 91405 Orsay et Laboratoire associé au CNRS nº 11.*

## Introduction

En 1970 et 1973, lors de l'exploration du talus bathyal du golfe de Gascogne, le navire océanographique la « Thalassa » a recueilli un nombre important de Crinoïdes pédonculés, animaux peu fréquents et considérés pour la plupart comme de véritables fossiles vivants. C'est en effet au Paléozoïque que les Crinoïdes pédonculés furent les plus florissants dans les mers épicontinentales. Actuellement, leurs représentants ont migré vers les grandes profondeurs ; rares sont ceux qui se sont maintenus à la limite du plateau continental.

C'est avec des préoccupations de paléontologiste que je me pencherai sur cette faune, dans le souci de comparer les analyses effectuées avec celles de matériaux fossiles que j'étudie parallèlement. Les seuls Bourgueticrinina (Bathycrinidae et Phrynocrinidae) seront traités ici. Ils sont les descendants d'ancêtres jurassiques (Millericrinidae, Apiocrinidae), et même peut-être triasiques (Encrinidae), dont j'ai eu l'occasion d'analyser l'organisation microstructurale des columnales (Roux, 1971 et 1975). Au Mésozoïque, la plupart des Millericrinina possédaient un pédoncule homéomorphe articulé par des symplexies pentaradiées ou multiradiées. A partir du Crétacé inférieur, leurs représentants possèdent un pédoncule xénomorphe articulé par des synarthries à symétrie bilatérale.

C'est donc l'évolution des articulations entre les columnales que j'étudierai avec le plus de détail dans le présent travail, sans toutefois perdre de vue les caractères des autres portions du squelette.

L'organisation microstructurale des facettes articulaires des columnales a été observée au microscope électronique à balayage (M.E.B.) dont la profondeur de champ et la netteté des images offrent des possibilités d'examen très détaillé. Chaque spécimen a été analysé grâce à une technique de radiographie sur film à grain ultrafin selon un dispositif mis au point au laboratoire de Paléontologie d'Orsay par J. F. Raynaud (1969). Malgré la faible taille et la fragilité de certains Crinoïdes, des mesures précises ont été prises à partir d'agrandissements photographiques sur lesquels une maille du stéréome d'environ 10 µ se distingue. De plus, la radiographie met nettement en évidence des détails de microstructure qui font apparaître des témoins ontogénétiques ou des zones de croissance difficilement décelables même au M.E.B. (pl. I et II ; comparer notamment pl. I, 8 avec pl. III, 7). Cette technique semble sensible à la moindre variation d'épaisseur ou cristallographique de la trame calcitique.

La terminologie employée concernant les articulations entre les ossicules se réfère à la synthèse de Moore, Jefford et Miller (1968) et aux observations récentes au M.E.B. (Roux, 1971 à 1975 ; Macurda et Meyer, 1975).

Le matériel des campagnes de la « Thalassa » dans le golfe de Gascogne est déposé dans les collections du Muséum national d'Histoire naturelle de Paris (Zoologie, section Échinodermes). M. G. CHERBONNIER a eu l'amabilité de mettre à ma disposition les Crinoïdes pédonculés, m'a encouragé à les étudier et m'a aidé de ses conseils. Je l'en remercie ici vivement.

# I. SYSTÉMATIQUE DES BOURGUETICRININA

## 1. **Définition des taxons et ses difficultés**

En accord avec A. H. CLARK (1907) et T. GISLEN (1924 et 1925), je distinguerai deux familles parmi les Bourgueticrinina actuels : Phrynocrinidae et Bathycrinidae. La création d'une nouvelle famille (Porphyrocrinidae) proposée par A. M. CLARK (1973) ne me semble pas pleinement justifiée dans l'état actuel des connaissances. Ce dernier auteur souligne fort justement la nécessité d'une révision d'ensemble des Bourgueticrinina actuels et fossiles qui doit, à mon avis, tenir compte autant des caractères des bras et de la coupe dorsale que de ceux du pédoncule. La bonne conservation des bras est d'ailleurs un fait très rare chez les fossiles et parfois peu fréquent chez les formes actuelles draguées souvent à grande profondeur. De plus, il est indispensable de pouvoir apprécier la variabilité des caractères au sein d'un même taxon sous peine de multiplier les espèces morphologiques sans réelle justification.

Une rapide revue bibliographique montre l'abondance des imprécisions et des incertitudes, et les confusions qui en découlent : ceci tenant autant à la rareté ou à la mauvaise conservation du matériel qu'aux nombreuses descriptions et figurations insuffisantes, voire absentes. Il convient donc de réétudier ces Crinoïdes avec une optique différente. Cela m'amènera, présentement, à poser plus de problèmes de systématique que je n'en résoudrai réellement, et à montrer, dans le chapitre suivant, combien l'étude détaillée de l'ontogenèse du pédoncule est un fil conducteur important en vue d'une clarification future de la classification.

### A. — BATHYCRINIDAE

Après la mise au point de A. H. CLARK (1917), T. GISLEN (1938) a effectué une révision minutieuse et critique de la famille des Bathycrinidae, réduisant le nombre de genres actuels à quatre auxquels il convient d'ajouter le genre *Conocrinus*, bien connu dans le Paléogène et récemment découvert dans la faune du golfe de Gascogne (M. ROUX, 1976). Si les Phrynocrinidae possèdent des sutures généralement très nettes entre les pièces de leur coupe dorsale, il existe chez les Bathycrinidae une tendance prononcée à la fusion des basales et même des radiales. Deux ensembles apparaissent clairement, la différence principale portant sur le nombre des bras :

— IBr2 axillaire (10 bras) : genres *Bathycrinus* Wyville Thomson, 1872, et *Monachocrinus* A. H. Clark, 1917 ;

— IBr2 non axillaire (5 bras) : genres *Democrinus* Perrier, 1883, *Rhizocrinus* M. Sars, 1868, et *Conocrinus* d'Orbigny, 1850.

a — *Bathycrinidae à 10 bras*

Selon T. Gislen (1938), le principal caractère qui sépare les deux genres est la distribution des articulations sans muscle entre IIBr ; 1 + 2 3 4 + 5 6 7 + 8 : *Bathycrinus* ; 1 + 2 3 + 4 5 + 6 7 + 8 : *Monachocrinus*.

Mais A. M. Clark (1970) souligne que, selon la figuration due à A. H. Clark (1923), postérieure à la description (1917), *Monachocrinus sexradiatus* (espèce-type du genre) est alors un *Bathycrinus* ! Macurda et Meyer (1976) insistent sur l'importance de l'angle entre basales et radiales chez certains *Bathycrinus* tel *B. aldrichianus*. Or, celui-ci est plus faible voire nul chez *B. carpenteri*. De plus, l'espèce-type du genre *Bathycrinus*, *B. gracilis*, fut décrite par Wyville Thomson (1872) à partir d'un exemplaire considéré par Gislen (1938) comme immature.

Tableau I. — Coupes dorsales comparées des Bathycrinidae à 10 bras dont l'organisation des IIBr est connue ou figurée.

| Espèce | Genre d'après la composition des bras | Angle basales-radiales | Basales |
|---|---|---|---|
| *aldrichianus* | *Bathycrinus* | très marqué | soudées |
| *carpenteri* | *Bathycrinus* | marqué ou très faible | soudées |
| *complanatus* | *Bathycrinus* | marqué | soudées |
| *pacificus* | *Bathycrinus* | faible | soudées |
| *paradoxus* | *Bathycrinus* ? | marqué | sutures |
| *perrieri* | *Monachocrinus* ? | marqué | soudées |
| *recuperatus* | *Monachocrinus* | nul | sutures |
| *sexradiatus* | *Bathycrinus* | marqué | sutures ou soudées |

Le tableau I fait apparaître qu'en fait la distinction entre les deux genres est difficile. Parmi les espèces dont les bras ont été figurés seul *M. recuperatus* (refiguré avec précision par G. Cherbonnier *in* T. Gislen, 1951) est un *Monachocrinus* certain au sens de T. Gislen. C'est aussi le Bathycrinidae le plus proche morphologiquement des Phrynocrinidae. Sa ressemblance avec *Porphyrocrinus incrassatus* avait d'ailleurs induit en erreur T. Gislen (1933) qui ne disposait pas de spécimen avec IBr2. Le problème de la validité du genre *Monachocrinus* se pose donc de toute évidence.

b — *Bathycrinidae à 5 bras*

Selon A. H. Clark (1917), *Democrinus* se distingue de *Rhizocrinus* par la présence de sutures entre les basales ; et T. Gislen (1938) ajoute que, chez *Democrinus*, les basales ne fusionnent jamais avec les radiales. Ce dernier auteur a révisé son opinion en 1947 grâce à une figuration précise des types de *D. parfaiti* (espèce-type du genre) due à G. Cher-

BONNIER. Les sutures entre les basales sont présentes (toutefois G. CHERBONNIER m'a assuré qu'il avait eu des difficultés à les déceler) mais celles entre basales et radiales sont absentes. De plus, parmi les nombreux exemplaires recueillis par la « Thalassa », je n'ai pu observer que rarement des sutures nettes et complètes entre les basales. A. M. CLARK (1970) a réexaminé les types de *Rhizocrinus lofotensis* (espèce-type du genre) ; l'un d'eux montre des sutures nettes entre les radiales et un cercle de basales soudées. Dans les « Challenger Reports », CARPENTER (1884) figure un exemplaire de *R. lofotensis* avec des sutures entre toutes les pièces de la coupe dorsale. Les autres espèces rapportées au genre *Rhizocrinus* par GISLEN (1938 et 1947) sont douteuses : *R. magnus* est manifestement un exemplaire sénile de *D. parfaiti*, et *R. minimus* correspond à une forme immature probablement de *D. nodipes* avec lequel il a été recueilli et décrit par DODERLEIN (1907). Quant au genre *Conocrinus*, les espèces fossiles et actuelles qui s'y rapportent ont une coupe dorsale de forme très variable avec des sutures rarement bien définies. Dans la localité-type de *C. thorenti* (Éocène de Biarritz), j'ai récolté de nombreuses coupes dorsales. Outre leur grande variabilité morphologique, la fréquence des formes coniques évoque l'aspect de *Rhizocrinus.* Sans reprendre l'opinion de BATHER (1900) qui considérait ces trois genres comme synonymes, je pense que le problème devra être résolu par la connaissance détaillée de caractères autres que ceux de la coupe dorsale.

## B. — PHRYNOCRINIDAE

Cette famille fut créée par A. H. CLARK (1907) lors de la découverte de *Phrynocrinus nudus*, espèce qui se distingue de tous les Bathycrinidae par son pédoncule adhérant au substratum par un disque calcaire distal, sa coupe dorsale nettement plus large que haute, ses bras robustes et son tegmen très développé. Ensuite, elle fut le « refuge » de toutes les espèces nouvelles actuelles de Bourgueticrinina qui ne pouvaient appartenir à la famille des Bathycrinidae. La création de chacun des genres a amené une modification et un élargissement de sa diagnose : *Naumachocrinus* (A. H. Clark, 1912), *Porphyrocrinus* (T. Gislen, 1925), *Zeuctocrinus* (A. M. Clark, 1973). C'est un ensemble dont il convient de reconnaître l'hétérogénéité.

A. M. CLARK (1973) a regroupé les genres *Porphyrocrinus* et *Naumachocrinus* en une nouvelle famille : Porphyrocrinidae. Or, *Naumachocrinus* me semble avoir des caractères aussi éloignés de *Porphyrocrinus* que de *Phrynocrinus.* D'autre part, *Zeuctocrinus* se distingue très nettement des autres genres par ses bras régulièrement divisés (IBr2 axillaire). Je conserverai donc ces Crinoïdes en une seule famille en accord avec la diagnose de T. GISLEN (1925).

Aucune clef pour la détermination des genres et espèces n'ayant encore été élaborée, je propose la suivante basée uniquement sur la morphologie externe :

- Pas de BB visible, R plus de 2 fois plus hautes que larges :

  Genre *Naumachocrinus* A. H. Clark, 1912
  monospécifique : *N. hawaiiensis* A. H. Clark, 1912
  origine : près des îles Hawaï (Pacifique nord)

- BB nettement visibles, R 2 fois (ou moins) plus hautes que larges :
  — IBr2 axillaire, BB égales ou légèrement plus hautes que R, majorité des columnales subcylindriques ou cylindriques :

Tableau II. — Localisation des Crinoïdes pédonculés recueillis par la « Thalassa ».

| Station | Localisation | Profondeur | Fond | Technique | Faune |
|---|---|---|---|---|---|
| W 377 | 43°43′5 N — 04°27′4 W<br>à<br>43°43′2 N — 04°21′ W | 900 à 1 000 m | Vase | C.P. | *Democrinus parfaiti* |
| W 425 | 44°10′0 N — 07°46′2 W<br>à<br>44°10′0 N — 07°45′3 W | 2 000 à 2 110 m | Blocs, cailloux très abondants, du gravier | G.B. | *Porphyrocrinus thalassae*<br>*Zeuctocrinus gisleni*<br>*Democrinus parfaiti* |
| Z 397 | 47°33′8 N — 07°12′6 W | 511 m | Roche en place + sable vaseux | G.B. | *Conocrinus cherbonnieri* |
| Z 398 | 47°49′8 N — 05°09′8 W | 330 m | Roche en place + gravier | G.B. | *Conocrinus cherbonnieri* |
| Z 421 | 48°22′5 N — 09°33′5 W | 950 m | Roche en place + vase | P.B. | *Democrinus parfaiti* |
| Z 422 | 48°21′0 N — 09°39′5 W | 1 175 m | Vase caillouteuse | P.B. | *Democrinus parfaiti* |
| Z 428 | 48°27′ N — 10°49′7 W | 850 m | Vase molle + mottes de vase argileuse | P.B. | *Democrinus parfaiti* |
| Z 429 | 48°28′ N — 09°50′ W | 1 300 m | Roche en place + vase | P.B. | *Porphyrocrinus incrassatus* |
| Z 437 | 48°35′ N — 10°23′7 W | 610 m | Roche en place ? + vase un peu [illegible] | [illegible] | [illegible] |

| | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|
| Z 446 | à<br>48°46'8 N — 11°09' W | 1 420 m à 1 520 | Fond souple | C.P. | *Annacrinus wyvillethomsoni* |
| Z 447 | 48°47'3 N — 11°12' W<br>à<br>48°47'4 N — 11°14'3 W | 1 430 à 1 550 m | Fond souple | C.P. | *Annacrinus wyvillethomsoni* |
| Z 448 | 48°45' N — 11°19'08 W<br>à<br>48°46'6 N — 11°21'08 W | 1 830 à 1 870 m | Fond souple | C.P. | *Democrinus parfaiti* |
| Z 451 | 48°39'3 N — 10°36'5 W | 1 400 m | Vase molle avec qq. mottes compactes | P.B. | *Democrinus parfaiti* |
| Z 452 | 48°41'5 N — 10°53' W<br>à<br>48°39' N — 10°55'2 W | 1 420 à 1 470 m | Fond souple, qq. blocs et cailloux, du corail | C.P. | *Annacrinus wyvillethomsoni*<br>*Porphyrocrinus incrassatus*<br>*Gephyrocrinus grimaldii* |
| Z 453 | 48°34' N — 10°51'6 W<br>à<br>48°32'9 N — 10°49' W | 1 975 à 2 070 m | Fond souple, vase avec qq. cailloux | C.P. | *Annacrinus wyvillethomsoni*<br>*Democrinus parfaiti*<br>*Conocrinus cabiochi* |
| Z 454 | 48°37'1 N — 10°53'4 W<br>à<br>48°39' N — 10°55' W | 1 700 à 1 870 m | Fond souple, qq. cailloux | G.B. | *Annacrinus wyvillethomsoni* |
| Z 457 | 48°38'2 N — 09°52'6 W | 800 m | Vase molle, qq. mottes compactes | G.B. | *Democrinus parfaiti* |

C.P. : Chalut à perche. — Drague à dents : P.B., petite drague de Boillot ; G.B., grande drague de Boillot. — Stations W : campagne 1970. — Stations Z : campagne 1973.

Genre *Zeuctocrinus* A. M. Clark, 1973
monospécifique : *Z. gisleni* A. M. Clark, 1973
origine : nord-ouest de l'Irlande ; golfe de Gascogne (Atlantique nord-est)
— IBR2 non axillaire, BB égales ou moins hautes que R, majorité des columnales non cylindriques (facettes elliptiques).
+ Composition des bras 1 + 2 3 4 + 5 6 7 + 8 9 10 + 11..., ramification éventuelle à partir de IBr20, toutes les columnales 2 fois (ou plus) larges que hautes :
Genre *Phrynocrinus* A. H. Clark, 1907
monospécifique : *P. nudus* A. H. Clark, 1907. Synonyme de *P. obtortus* Matsumoto, 1913
origine : sud du Japon (Pacifique nord-ouest)
+ Composition des bras 1 + 2 3 + 4 5 + 6 7 + 8, éventuellement IBr8 axillaire, majorité des columnales nettement moins de 2 fois plus larges que hautes, fréquemment plus hautes :
Genre *Porphyrocrinus* Gislen, 1925
quatre espèces décrites :
A. — Largeur de la coupe dorsale inférieure à 2 mm, environ 8 columnales proximales discoïdales
1. *P. incrassatus* (Gislen, 1933)
origine : au large de Sainte-Hélène, golfe de Gascogne (Atlantique est)
B. — Largeur de la coupe dorsale nettement supérieure à 2 mm :
a. — Coupe dorsale (adultes) environ 2 fois plus large que haute (ou plus), R égales ou légèrement plus hautes que BB, pédoncule avec rares syzygies secondaires précoces distalement
2. *P. thalassae* nov. sp.
origine : golfe de Gascogne (Atlantique nord-est)
b. — Coupe dorsale moins (ou aussi) large que haute :
— R légèrement plus hautes que BB, columnales distales verruqueuses
3. *P. verrucosus* Gislen, 1925, espèce-type du genre,
origine : ouest de la Nouvelle Guinée (Pacifique ouest)
— R nettement plus hautes que BB, pédoncule avec de nombreuses syzygies secondaires précoces distalement
4. *P. polyarthra* A. M. Clark, 1973
origine : entre les îles Crozet et Madagascar (dorsale ouest de l'océan Indien).

## C. — Conclusions

Chez les Bourgueticrinina actuels, il semble bien que les principaux caractères de la coupe dorsale (sutures entre les pièces, forme générale) ne permettent pas de différencier clairement les taxons d'ordre générique, voire parfois spécifique. L'organisation des bras est, de ce point de vue, un meilleur caractère lorsqu'il est connu. Deux ensembles apparaissent en fonction de la division des bras :

a — *Zeuctocrinus*, IIBr 1 + 2 3 + 4 puis variable
*Monachocrinus*, II Br 1 + 2 3 + 4 5 + 6 7 +8...
*Bathycrinus*, II Br 1 + 2 3 4 + 5 6 7 + 8...
Dans les trois cas la division a lieu à IBr2 axillaire.

b — *Phrynocrinus*, IBr 1 + 2 3 4 + 5 6 7 + 8...
*Porphyrocrinus*, *Democrinus*, et *Rhizocrinus*, IBr 1 + 2 3 + 4 5 + 6 7 + 8...

La répartition des articulations non musculaires amène, en revanche, à séparer *Phrynocrinus* et *Bathycrinus*, d'une part, et les autres genres, d'autre part. L'affinité entre les trois genres *Porphyrocrinus*, *Democrinus* et *Rhizocrinus* est remarquable.

En fonction de la hiérarchisation des caractères choisie, les regroupements taxonomiques éventuels varient mais ne coïncident pas avec la distinction actuellement admise entre Phrynocrinidae et Bathycrinidae ; ceci, certes, en prenant comme principal critère l'organisation des bras. Mais nous verrons plus loin que l'ontogenèse du pédoncule et les possibilités de relations phylogénétiques qui en découlent remettent en cause de la même manière la classification actuelle.

## 2. Description générale du matériel étudié

### A. — Localisation

Le tableau II donne les principales indications sur la localisation des stations, la nature du fond et la faune de Crinoïdes pédonculés recueillis sur le talus bathyal du golfe de Gascogne entre 43°43′ N et 48°47′ N de latitude. Dans quatre stations, les Bourgueticrinina sont associés à la pentacrine *Annacrinus wyvillethomsoni* et dans une station (Z 452) à *Gephyrocrinus grimaldii* (Hyocrinidae). Le fond est souvent composite (vase avec détritique grossier ou roche avec flaques de vase), la faune peut alors comporter à la fois des formes adhérant à un substratum dur (Hyocrinidae, Phrynocrinidae) et des formes préférant un fond meuble ou souple (*Annacrinus*, Bathycrinidae).

La diversité de la faune en Crinoïdes pédonculés de ce petit secteur de l'Atlantique est remarquable. Toutes les familles connues dans les mers actuelles sont représentées. L'espèce la plus fréquemment rencontrée est *Democrinus parfaiti* (10 stations sur 17).

### B. — Description systématique

Je ne décrirai précisément ici que les espèces nouvelles et essentiellement ce qui concerne la coupe dorsale et les bras, l'analyse du pédoncule étant développée plus loin.

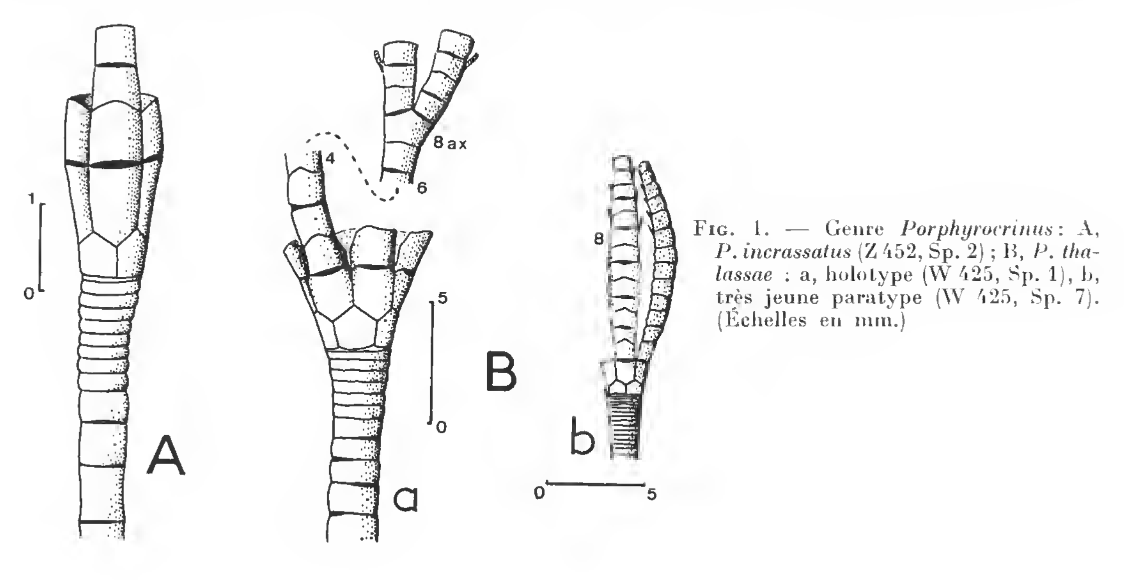



Fig. 1. — Genre *Porphyrocrinus* : A, *P. incrassatus* (Z 452, Sp. 2) ; B, *P. thalassae* : a, holotype (W 425, Sp. 1), b, très jeune paratype (W 425, Sp. 7). (Échelles en mm.)

Classe *CRINOIDEA* Miller, 1821

Sous-classe Articulata Miller, 1821

Ordre MILLERICRINIDA Sieverts-Doreck, 1953

Sous-ordre Bourguetierinina Sieverts-Doreck, 1953

Famille Phrynocrinidae A. H. Clark, 1907

## Genre **ZEUCTOCRINUS** A. M. Clark, 1973

### **Zeuctocrinus gisleni** A. M. Clark, 1973
(Pl. I, 6 à 8 ; III, 1 à 7 ; fig. 6 et 7)

1973 — *Zeuctocrinus gisleni* A. M. Clark, text-fig. 5, pl. 2.

Matériel : Deux coupes dorsales avec une partie des bras et l'extrémité proximale du pédoncule, un fragment proximal de pédoncule (8 columnales) avec deux basales (ce fragment a été dissocié pour étude au M.E.B.), une dizaine de fragments de pédoncules dont le plus important comporte 36 columnales. L'ensemble provient de la même station W 425.

Les deux coupes dorsales munies des bras appartiennent à des individus plus jeunes que l'holotype de A. M. Clark. Chez le plus jeune, les articulations entre les secondibrachiales paraissent encore toutes fonctionnelles. L'autre spécimen présente l'organisation des bras suivante

— un cas avec IIBr 1 + 2 3 + 4 5 + 6,
— deux cas avec IIBr 1 + 2 3 + 4 5 6 7 + 8,
— trois cas avec IIBr 1 + 2 3 + 4 5 6 + 7,
— un cas avec IIBr 1 + 2 3 + 4 5 6 7 + 8 9 10 11 12 + 13 14 15.

IBr2 est, dans tous les cas, axillaire.

Les spécimens de A. M. Clark proviennent du nord-ouest de l'Irlande par une profondeur (2 380 à 2 432 m) comparable à celle de notre station W 425.

## Genre **PORPHYROCRINUS** Gislen, 1925

### **Porphyrocrinus thalassae** nov. sp.
(Pl. I, 1 à 5 ; VII, 1 à 6 ; VIII, 1 à 6 ; IX, 1 à 6 ; fig. 1B, 2, 3, 5, 11A, 12, 13, 14 et 16B)

1974 — *Monachocrinus recuperatus*, Roux, fig. 4.
1975 — *Monachocrinus recuperatus*, Roux, text-fig. 5D, pl. 2, fig. 1.

Matériel : Le spécimen le plus complet est pris comme holotype (Sp 1), avec six paratypes, dont un dissocié pour étude au M.E.B. (Sp 3) et de nombreux fragments de pédoncules et de bras. L'ensemble provient de la même station que *Z. gisleni* : W 425.

Description

L'holotype (fig. 1 Ba) possède un pédoncule presque complet à l'exception de l'extrémité distale, la coupe dorsale et la première rangée de brachiales, un bras encore en connexion. Son pédoncule garde encore, malgré sa taille, des caractères juvéniles : le passage de la mésistèle à la proxistèle est progressif et le nombre de columnales discoïdes proximales est réduit. Les paratypes âgés (Sp 2 et 6) ou séniles (Sp 3 et 5) ont un nombre de columnales discoïdes supérieur à 20 et l'on passe brusquement de la proxistèle à la mésistèle (pl. I, 1 à 3). A l'exception de Sp 6 dont la coupe dorsale est endommagée, la portion conservée est comprise entre les premières columnales de la mésistèle et le premier cercle de brachiales inclus. Le pédoncule Sp 2 comprend encore 50 columnales après la proxistèle. Les deux autres paratypes sont nettement plus jeunes. L'un est représenté par la coupe dorsale et ses bras, la proxistèle et les premiers articles articulés par synarthries (Sp 4). L'autre, probablement encore immature, est conservé avec la coupe dorsale et deux bras, la proxistèle suivie d'une vingtaine de columnales appartenant à la mésistèle (Sp 7). Deux paratypes ont été dissociés après radiographie : le Sp 3 complètement et le pédoncule de Sp 4. Les trois columnales les plus distales du pédoncule de Sp 7 ont été isolées.

Tableau III. — Dimensions de la coupe dorsale des spécimens de la série-type de *Porphyrocrinus thalassae* nov. sp.

| Spécimen | Diamètre (mm) base | Diamètre (mm) sommet | Hauteur (mm) face externe |
|---|---|---|---|
| Sp 1 | 2,9 | 4 | 2,7 |
| Sp 2 | 3,6 | 5 | 2,6 |
| Sp 3 | 3,8 | 4,5 | 2,3 |
| Sp 4 | 2,7 | 3,5 | 1,9 |
| Sp 5 | 3,9 | 5 | 2,6 |
| Sp 6 | 3,9 | 4,2 | 2,4 |
| Sp 7 | 1,9 | 2,3 | 1,8 |

Le tableau III regroupe les caractères biométriques des coupes dorsales de la série-type. Les radiales sont égales ou légèrement plus hautes que les basales. Chez les spécimens âgés, elles forment parfois un angle net avec les basales (Sp 2). Les sutures apparaissent clairement sauf chez Sp 5 où une phase sénile de croissance du stéréome les masque. Chez Sp 3, le même phénomène tend à souder les columnales de la proxistèle entre elles. Les pièces de la coupe dorsale sont jointes par des synostoses. La morphologie de la face supérieure du cercle de radiales est très accusée (fig. 2). Les radiographies font apparaître une microstructure particulière au cœur des columnales proximales de la mésistèle (pl. I) ;

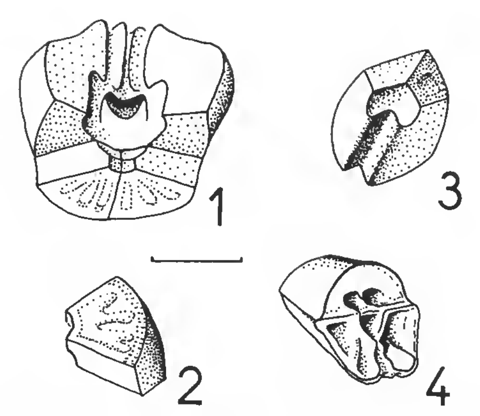



FIG. 2. — Coupe dorsale de *Porphyrocrinus thalassae* (W 425, Sp. 3) : 1, vue générale interne ; 2, basale, face distale ; 3 et 4, radiale. (Échelle : 2 mm.)

D
mm
N
Coupe dorsale
Sp 2
Sp 3
Sp 4
Sp 5
Sp 7

FIG. 3. — Profils de croissance du diamètre (D) de la base de la coupe dorsale de *Porphyrocrinus thalassae* réalisés à partir des témoins ontogénétiques visibles sur les radiographies. a, relation des plus âgés au plus jeune par le pédoncule ; b, même relation par la coupe dorsale ; N, nombre de columnales à partir du disque de fixation (le zéro de référence est pris sur Sp. 2 en relation avec Sp. 7 par la coupe dorsale).

c'est un témoin de l'organisation différente des articles de la proxistèle. Comme nous le verrons plus loin, ces derniers conservent dans la première partie de la proxistèle le diamètre de la base de la coupe dorsale au moment de leur naissance. On tient là une possibilité indirecte d'apprécier d'une part l'éventail dans lequel se situe le profil de croissance du diamètre de la base de la coupe dorsale chez cette espèce, d'autre part l'augmentation du nombre d'articles du pédoncule au cours de cette croissance. Les indications obtenues (fig. 3) sont très précieuses s'agissant d'un matériel rare sur lequel il y a peu d'espoir de pouvoir mener un jour une analyse de la croissance sur une population assez nombreuse. Je noterai enfin que la coupe dorsale semble s'aplatir relativement avec l'âge (fig. 16B).

Le bras conservé de l'holotype a la composition suivante :

$$1 + 2\ 3 + 4\ 5 + 6\ 7 + 8 \text{ ax.} \left\{ \begin{array}{l} 1 + 2\ 3 + \\ 1\ 2 + 3\ 4 + \end{array} \right.$$

Les premières pinnules apparaissent à la dixième brachiale à gauche et à la onzième à droite. La couronne de Sp 4 est la plus complète. Deux bras n'ont que les six premières brachiales (1 + 2 3 + 4 5 + 6), deux autres ont une composition identique au bras de l'holotype, et le cinquième présente deux divisions :

$$\text{IBr8 ax.} \left\{ \begin{array}{l} 1 + 2 \text{ ax.} \left\{ \begin{array}{l} 1\ 2 + \\ 1 + 2\ 3 + 4 \end{array} \right. \\ 1\ 2 + 3 \end{array} \right.$$

Le plus jeune spécimen (Sp 7) possède deux bras de composition identique et sans dichotomie (fig. 1 B 6) :

$$1 + 2\ 3 + 4\ 5 + 6\ 7 + 8\ 9 + 10\ 11 + 12\ 13 +$$

La huitième brachiale porte la première pinnule à droite. Deux bras isolés et dépourvus des toutes premières brachiales sont divisés une fois ; le plus long a la composition suivante :

$$\text{IBr? ax.} \left\{ \begin{array}{l} 1 + 2\ 3 + 4\ 5 + 6\ 7 + 8\ 9 + \\ 1\ 2 + 3\ 4 + \end{array} \right.$$

Un autre bras isolé se divise deux fois :

$$\text{IBr? ax.} \left\{ \begin{array}{l} 1\ 2 + 3 \text{ ax.} \left\{ \begin{array}{l} \\ 1\ ? \end{array} \right. \\ 1 + \end{array} \right.$$

Il est important de noter que la brachiale 8 est porteuse de la première pinnule chez le jeune et devient la première axillaire chez l'adulte. La première pinnule évolue donc en bras au cours de la croissance (bras 1 2 + 3 4 + 5...). De même, les deuxièmes dichotomies se font à l'emplacement de la première pinnule de la branche affectée. C'est un mode de division des bras nettement plus primitif que chez *Zeuctocrinus*.

Le tegmen est toujours très mal conservé. Comme chez les autres Phrynocrinidae, il est bien développé en hauteur et adhère aux bras jusqu'au niveau de la septième ou huitième brachiale.

Affinités

En créant l'espèce *P. polyarthra*, A. M. Clark (1973) note l'importance de sa ressemblance avec *P. verrucosus*. De plus, ces deux espèces vivent à la même profondeur (345 m et 400 m) dans le même domaine biogéographique (province indo-pacifique). A. M. Clark conclut : « ... if the peculiar texture of the distal part of the stalk of the holotype of *P. verrucosus* turns out to be abnormal, ... the distinction of two species will be difficult. »

Plusieurs arguments me semblent en faveur de la validité de la nouvelle espèce *P. thalassae*. D'abord, son isolement géographique par rapport aux deux autres est important et la profondeur de sa station est bien plus grande (2 000 m à 2 110 m). Ensuite, malgré une morphologie d'ensemble très proche, la différence majeure me semble être la fréquence de la division des bras à IBr8. J'ajouterai que les indications concernant le pédoncule et notamment la morphologie de détail des articulations, trop vagues dans les descriptions de Gislen (1925) et A. M. Clark (1973), mériteraient d'être précisées et permettraient probablement de mieux apprécier les rapports et différences entre les trois espèces.

Outre la différence de taille, le nombre plus élevé de columnales de la proxistèle, la hauteur sensiblement égale des basales et des radiales et la morphologie moins évoluée des articulations du pédoncule que je détaillerai plus loin, sont les principaux caractères qui distinguent clairement *P. thalassae* de *P. incrassatus*.

**Porphyrocrinus incrassatus** (Gislen, 1933)
(Pl. II, 4 et 5 ; X, 1 à 7 ; fig. 1A et 15)

1933 — *Monachocrinus incrassatus* Gislen, text-fig. 6 à 9, pl. XXIII, fig. 5 à 7.
1973 — *Monachocrinus incrassatus*, A. M. Clark : 282.

Matériel : Un spécimen avec le pédoncule complet, la coupe dorsale, le premier cercle de brachiales provient de la station Z 429. La station Z 452 a fourni quatre autres spécimens dans un état semblable de conservation, un fragment distal de pédoncule encore fixé sur un gravier plat d'environ 5 mm et un pédoncule sans proxistèle.

Seul un spécimen (fig. 1A) possède une série des trois premières brachiales conservée qui apporte l'argument décisif de l'appartenance de l'espèce au genre *Porphyrocrinus* comme le supposait A. M. Clark (1973) : contrairement aux genres *Monachocrinus* et *Bathycrinus*, la seconde brachiale n'est pas axillaire. De plus, le pédoncule se termine par un disque calcaire adhérant au substratum (pl. II, 5), ce qui n'est pas le cas des Bathycrinidae alors que c'est un mode de fixation bien connu chez les Phrynocrinidae.

Famille Bathycrinidae Bather, 1899

Genre **CONOCRINUS** d'Orbigny, 1850

**Conocrinus cherbonnieri** Roux, 1976
(Pl. II, 1 à 3 ; IV, 1 et 2, 5 à 8 ; fig. 8B)

1976 — *Conocrinus cherbonnieri* Roux, fig. 1.

Matériel : L'holotype provient de la station Z 397 et comporte la coupe dorsale et le premier cercle de brachiales, le pédoncule étant interrompu au milieu de la mésistèle. La station Z 398 a fourni un fragment de pédoncule plus distal qui a été dissocié pour étude au M.E.B.

Cette petite espèce possède une capsule dorsale conique sans suture apparente et un pédoncule présentant une constriction proximale très nette.

### **Conocrinus cabiochi** Roux, 1976
(Pl. IV, 3 et 4 ; fig. 8A, 11C)

1976 — *Conocrinus cabiochi* Roux, fig. 2.

Matériel : Un spécimen unique (l'holotype) avec la coupe dorsale et le premier cercle de brachiales, le pédoncule étant interrompu dans la partie distale de la mésistèle.

Cette espèce est de plus grande taille que la précédente. Sa coupe dorsale est allongée et conique dans sa moitié inférieure. Les sutures entre basales ne sont visibles que vers la base de la coupe dorsale. Le cercle de radiales présente une rainure comparable à celle de *Democrinus parfaiti*, espèce avec laquelle *C. cabiochi* a été recueilli à la station Z 453 et probablement confondu dans les citations antérieures. Mais l'aspect grêle de la proxistèle et l'irrégularité de la hauteur des columnales le distinguent de *D. parfaiti*.

## Genre **DEMOCRINUS** Perrier, 1883

### **Democrinus parfaiti** Perrier, 1883
(Pl. II, 6 à 8 ; V, 1 à 6 ; VI, 1 à 6 ; fig. 4, 9, 10, 11, 16)

1883 — *Democrinus parfaiti* Perrier : 450 ;
1938 — *Democrinus parfaiti*, Gislen : 25, avec la synonymie complète antérieure à 1938.
1947 — *Democrinus parfaiti*, Cherbonnier *in* Gislen, fig. 3.
1947 — *Rhizocrinus magnus* Gislen, fig. 1 et 2.

Matériel : Nombreux spécimens provenant de fonds compris entre 900 m et 2 100 m. Seule la station W 377 a fourni un matériel abondant : 71 spécimens de tous âges conservés la plupart avec le pédoncule complet, la coupe dorsale et le premier cercle de brachiales ; trois exemplaires seulement possèdent encore une partie de leurs bras. Dans les autres stations, 1 à 6 spécimens ont été recueillis.

La très grande variabilité morphologique de la coupe dorsale (en cours d'étude) confirme que les formes décrites dans le golfe de Gascogne sous les noms de *Democrinus rawsoni*, de *Rhizocrinus lofotensis*, ainsi que le *Rhizocrinus magnus* de Gislen (1947), appartiennent à une seule et même espèce. Géographiquement, *R. lofotensis* est limité à l'Atlantique nord (forme boréale), *D. rawsoni* à la bordure équatoriale et tropicale de l'Atlantique ouest et *D. parfaiti* au large de la bordure est-atlantique des Canaries au sud de l'Irlande (Gislen, 1938). Les sutures entre les pièces de la coupe dorsale de *D. parfaiti*, parfois discernables,

certes, mais toujours très irrégulières, sont le plus souvent partiellement (fig. 4) ou complètement masquées. Les radiographies montrent qu'au cours de sa croissance la capsule dorsale s'allonge souvent considérablement (fig. 16A).

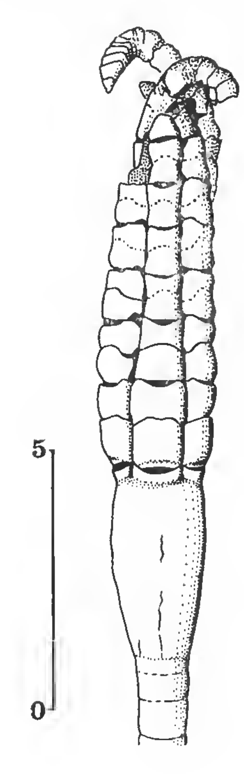



FIG. 4. — *Democrinus parfaiti* (W 377).
L'extrémité d'un bras (en haut, à gauche) est probablement en cours de régénération. (Échelle en mm.)

## II. ANALYSE DES PÉDONCULES

### 1. **Caractères généraux**

Le pédoncule des Bourgueticrinina est xénomorphe. De la coupe dorsale à partir de laquelle naissent les nouveaux articles, jusqu'au système de fixation au substratum, les columnales se répartissent en trois secteurs plus ou moins bien individualisés : proxistèle, mésistèle et distèle. Dans la plupart des cas, les articulations de la proxistèle ne sont pas fonctionnelles. Il s'agit de synostoses et de syzygies aux facettes de relief faible ou nul. Les articulations de la mésistèle et de la distèle sont presque toujours des synarthries fonctionnelles. Elles sont parfois ankylosées secondairement, plus ou moins précocement au cours de la croissance.

Le mode principal d'articulation assurant la flexibilité du pédoncule est donc la synarthrie. Une facette articulaire synarthriale (fig. 5) se caractérise par sa crête fulcrale (CF) jouant un rôle de charnière et s'allongeant selon le grand axe d'une forme générale ellip-

tique. La zone axiale (Z) de la crête est creuse ou remplie de calcite ; elle est bordée d'indentations formant un véritable crenularium secondaire (CS) qui évite le déboîtement de l'articulation ; de part et d'autre, se développe, sur une largeur variable, un réseau adjacent (R). Le reste de la facette se creuse en une dépression aréolaire (DA) qui facilite la mobilité de l'articulation. D'un côté se différencie une gouttière (G) dans laquelle vient buter l'arête qui borde le côté correspondant de l'areola de l'autre facette.

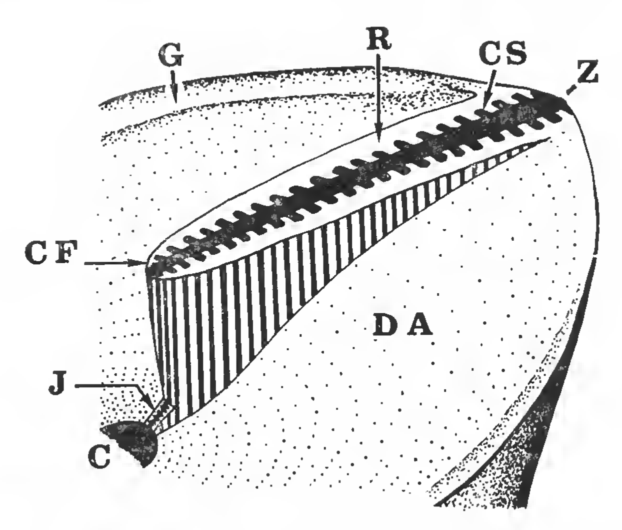



Fig. 5. — Organisation d'une synarthrie évoluée (*Porphyrocrinus thalassae*, columnale de la partie distale de la mésistèle). C, canal axial ; CF, crête fulcrale ; CS, crenularium secondaire ; DA, dépression aréolaire ; G, gouttière de butée ; J, témoin juvénile de la crête fulcrale ; R, réseau adjacent ; Z, zone axiale.

Les grands traits de l'organisation microstructurale des synarthries évoluées (Roux, 1974) sont les suivants : la dépression aréolaire est tapissée d'un stéréome différencié en microcanaux paraxiaux (réseau α). Le réseau de la crête fulcrale est plus variable ; il peut évoluer en véritables piliers de soutien (*Porphyrocrinus*). Au niveau de la gouttière de butée le réseau α aréolaire s'interrompt et laisse apparaître le réseau indifférencié sous-jacent (réseau β) ; une bande d'épaississements calcitiques marque la zone de frottement entre les deux ossicules.

La zone de contact entre les deux columnales en présence correspond à l'essentiel ou à la totalité de la surface des synostoses dont le réseau primitif est très irrégulier. Les zones de contact dans les syzygies sont limitées et en relief par rapport au reste de la facette ; le stéréome y est différent avec une trame très épaisse (réseau β syzygial). Les syzygies possèdent souvent une areola tapissée de réseau α, contrairement aux synostoses. Lorsque l'une des facettes dont la surface générale est convexe s'emboîte dans l'autre alors concave, il y a symmorphie.

Afin de permettre une comparaison entre les différents résultats biométriques, j'ai pris des caractères pouvant être mesurés sur toute columnale actuelle ou fossile : son plus grand diamètre (D) et sa hauteur (H). Dans chaque cas seront présentés les profils de croissance de D et de H chez un spécimen pris comme exemple, ainsi que les diagrammes des

variations concomitantes des mêmes caractères sur l'ensemble des spécimens ou fragments recueillis. Ces derniers pourront servir aisément à une comparaison avec un matériel fossile dont les columnales sont fréquemment dissociées et isolées les unes des autres dans les sédiments.

L'ordre de description des pédoncules est indépendant de la systématique actuelle des Bourgueticrinina. Il a été choisi pour mieux faire apparaître et discuter les divers stades évolutifs.

### 2. **Pédoncule de** *Zeuctocrinus gisleni*

#### A. — Biométrie

Ne disposant pas de spécimen assez bien conservé, les profils de croissance de D et H ont été appréciés à partir de trois fragments mis bout à bout mais qui n'appartiennent probablement pas au même pédoncule (fig. 6). D et H ont une évolution opposée au niveau de la proxistèle et de la deuxième partie de la distèle. Le rapport H/D reste à peu près constant et supérieur à 1 dans les deux premiers tiers de la mésistèle. Le diamètre croît

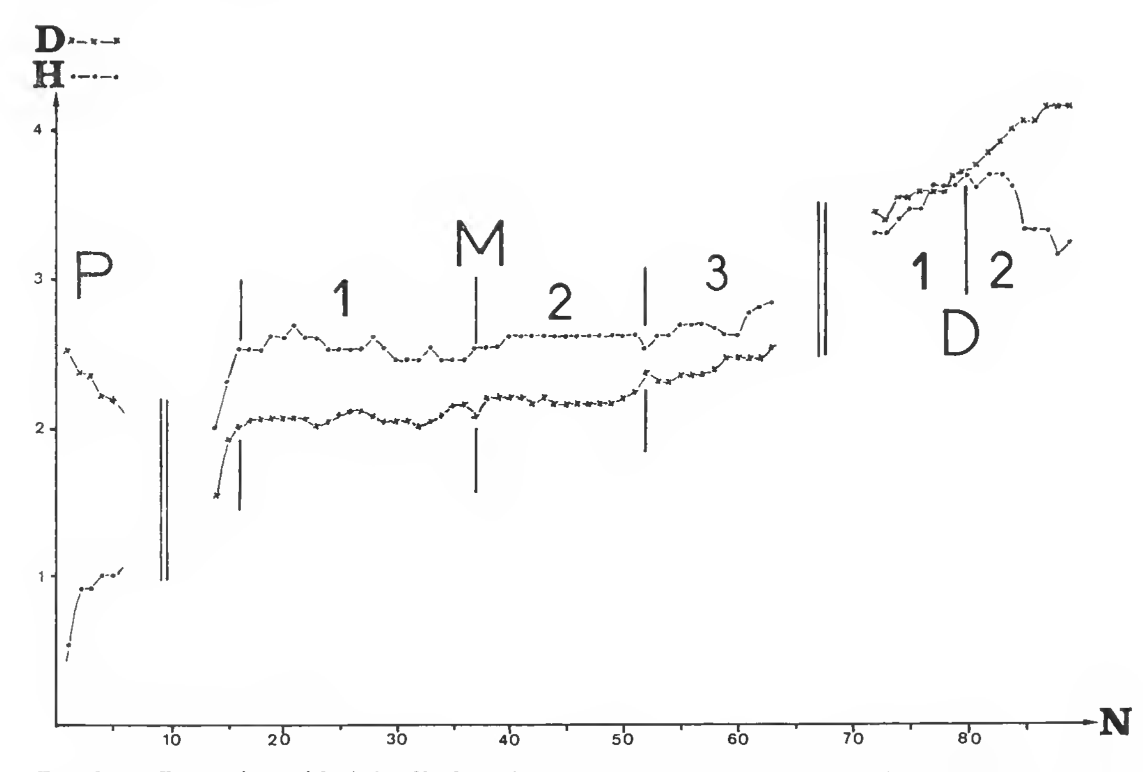



Fig. 6. — *Zeuctocrinus gisleni*. Profils de croissance de D et H. P, proxistèle ; M, mésistèle ; D, distèle ; N, nombre cumulé de columnales à partir de la coupe dorsale. (Pour D et H : échelle en mm. Commentaire dans le texte.)

plus vite que la hauteur distalement (M3 et D1) et H/D devient inférieur à l'unité au niveau de la distèle.

La biométrie permet donc de bien distinguer les trois portions du pédoncule. Sur l'ensemble du matériel, la majorité des columnales correspond à la mésistèle et forme un nuage de points bien individualisé pour des valeurs de H/D comprises entre 1 et 1,5 (fig. 7). Le nombre de spécimens n'est toutefois pas assez important pour que ces indications prennent une réelle signification statistique.

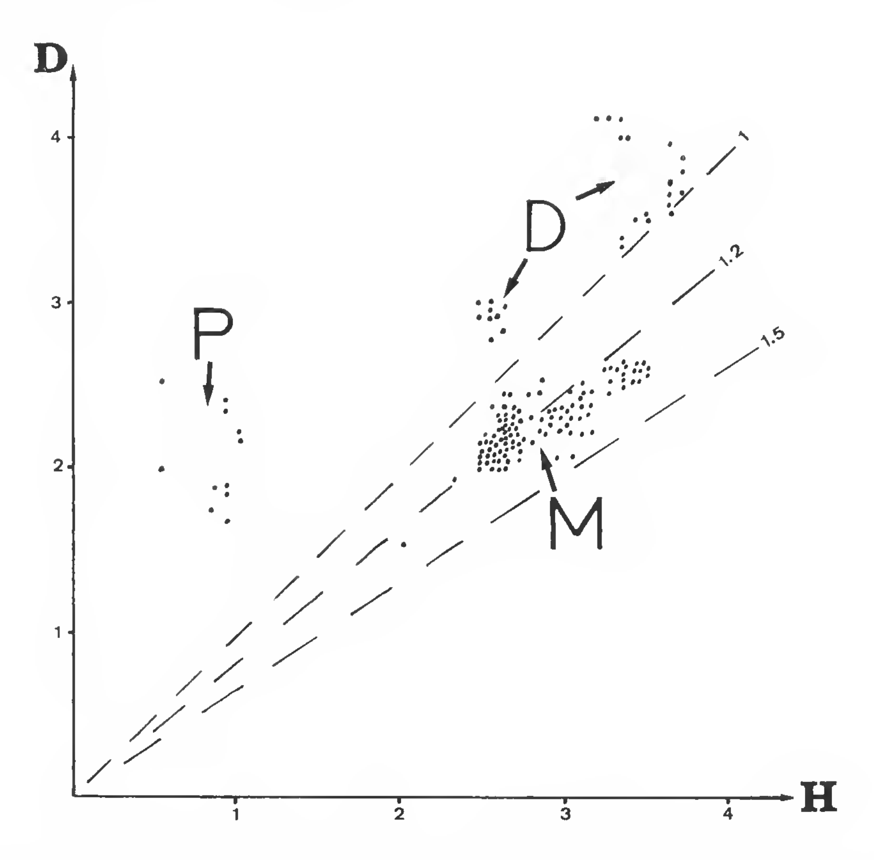



Fig. 7. — *Zeuctocrinus gisleni*. Nuages de points de l'ensemble des columnales recueillies en fonction de D et de H. (Échelle en mm. Les valeurs du rapport H/D sont indiquées en pointillé. Commentaire dans le texte.)

Ce qui est remarquable chez cette espèce, comme le montrent très bien les spécimens de A. M. Clark (1973) servant de série-type, c'est la nette réduction de la proxistèle au cours de la croissance : de 10 à 15 columnales chez le plus jeune paratype, on passe à 1 columnale chez l'holotype qui est probablement une forme sénile. Le matériel de la « Thalassa » ne permet malheureusement pas d'analyser avec précision cet aspect.

### B. — Facettes articulaires

La proxistèle, définie par ses caractères biométriques, comporte une dizaine de columnales chez les spécimens analysés ici. Seules les deux ou trois premières articulations ne sont pas fonctionnelles. L'organisation en synarthrie est déjà réalisée à la seconde articulation (pl. III, 1). Toutefois, on note encore l'influence nette d'une précédente organisation pentaradiée dans le secteur où l'élaboration de l'areola est incomplète. Le lumen est encore pentagonal. La mauvaise conservation des deux premières columnales ne m'a pas permis d'observer la première articulation.

Rapidement l'areola se creuse et sa bordure externe s'abaisse, mettant en relief la crête fulcrale (pl. III, 3). Celle-ci garde une organisation très fruste. Sa zone axiale (pl. III, 2) est formée d'un réseau à trame large et confuse. Elle entoure le canal axial avec une dissymétrie marquée qui évoque le même fonctionnement que celui envisagé pour les synarthries des cirres de Pentacrines (Roux, 1974) : une contraction de fibres musculaires tapissant le canal axial suffit à contrôler le mouvement de l'articulation.

Les synarthries de la mésistèle n'ont jamais cette dissymétrie (pl. III, 5). Leur relief est plus faible et laisse une latitude réduite de mouvement. La crête fulcrale s'élargit vers le lumen et présente une ébauche de crénulation transverse (pl. III, 6).

Dans la distèle, les articulations tendent à s'ankyloser. Des plages calcitiques denses se développent sur la crête fulcrale et sur la marge externe de la facette. Une coupe transversale médiane de la columnale (pl. III, 7) montre un lumen pentalobé (témoin d'un stade juvénile) et un stéréome (réseau β à zones de croissance concentriques) régulièrement multiradié.

La forme générale de la facette est nettement elliptique proximalement. A partir de la moitié distale de la mésistèle, elle devient subcirculaire. Dans l'ensemble les synarthries du pédoncule de *Zeuctocrinus gisleni* ont un niveau d'organisation très primitif.

## 3. **Pédoncule du genre** *Conocrinus*

### A. — Biométrie

Les deux spécimens de *Conocrinus* ayant leur coupe dorsale, recueillis par la « Thalassa », ne possèdent malheureusement pas un pédoncule complet. La portion distale manque. Toutefois, et malgré la différence de taille, les deux espèces ont un profil de croissance comparable (fig. 8), mise à part la fréquence des columnales anormalement hautes chez *C. cabiochi*.

Chez *C. cherbonnieri*, les deux premières columnales ont un diamètre nettement inférieur à la base de la coupe dorsale. Le diamètre maximum des articles proximaux se situe à mi-distance des facettes ce qui leur donne un aspect de tonnelet ; ceci pour la totalité des articles de la proxistèle chez *C. cabiochi* et uniquement pour P1 chez *C. cherbonnieri*. Biométriquement, la proxistèle se distingue de la mésistèle par la croissance rapide de la hauteur des columnales.

Au niveau de la mésistèle, le diamètre maximum des articles est toujours supérieur

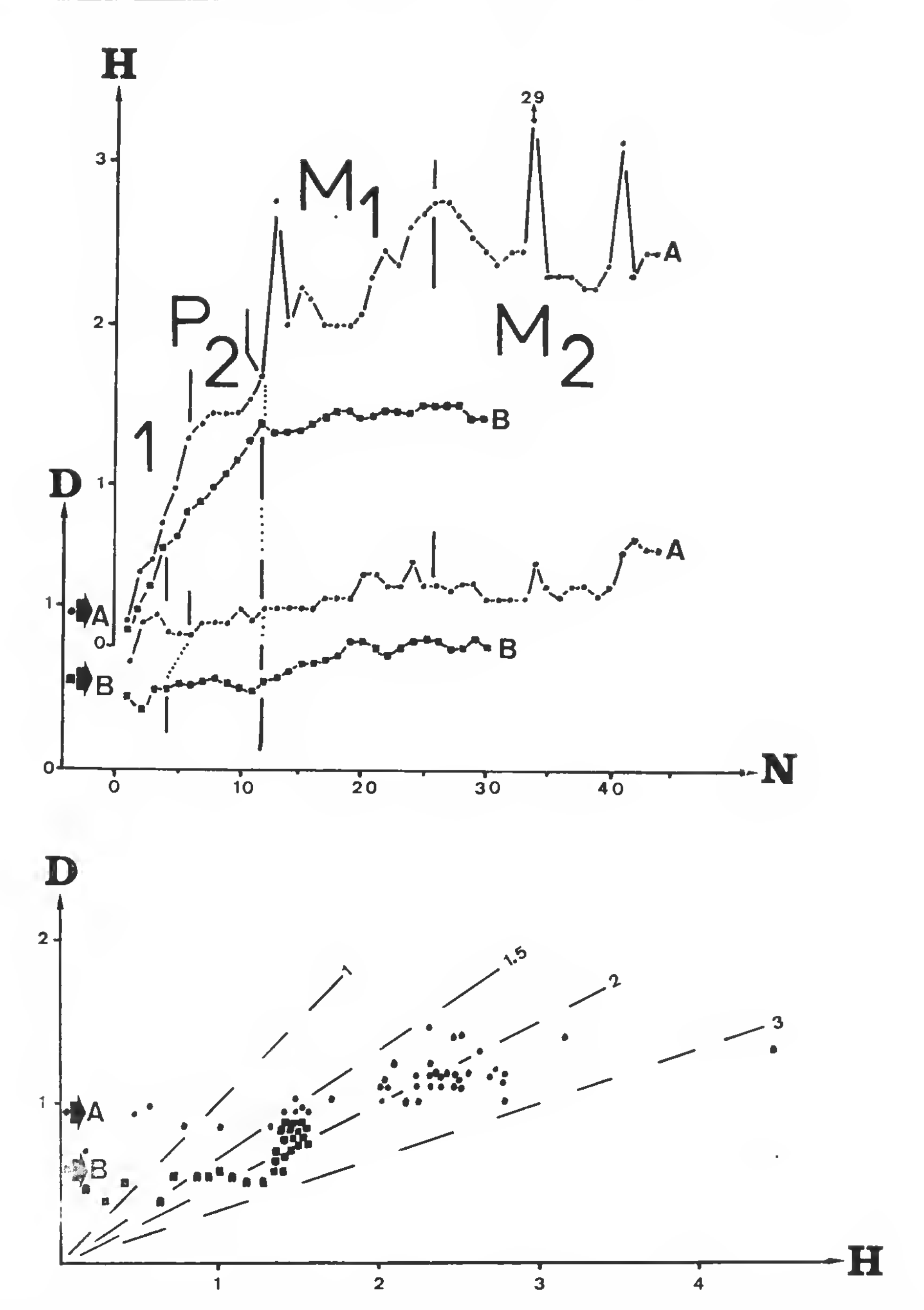



Fig. 8. — Genre *Conocrinus*. Profils de croissance (en haut) et nuages de points de l'ensemble des columnales (en bas). A, *Conocrinus cabiochi* ; B, *Conocrinus cherbonnieri*, les flèches indiquent les valeurs du diamètre de la base de la coupe dorsale. Pour le reste des légendes voir fig. 6 et 7. (Commentaire dans le texte.)

ou égal au diamètre de la base de la coupe dorsale. Le rapport H/D est presque toujours compris entre 1,5 et 3 (fig. 8).

Le fragment de pédoncule de *C. cherbonnieri* (station Z 398) dissocié pour étude au M.E.B. comporte quelques columnales appartenant probablement à une partie de la distèle. Le diamètre tend alors nettement à devenir supérieur ou égal à la hauteur. Je n'ai aucune indication sur la distèle de *C. cabiochi*.

## B. — Facettes articulaires

Je n'ai pu examiner au M.E.B. que l'extrémité distale (M2) du pédoncule des deux types de *Conocrinus* ainsi que le fragment isolé de *C. cherbonnieri* (probablement M2 + M3 + D1).

Chez *C. cherbonnieri*, la synarthrie la plus proximale observée (pl. IV, 1 et 2) a déjà une dépression aréolaire bien creusée. La crête fulcrale est juste ébauchée par une bande de réseau β syzygial évolué s'organisant en un crenularium secondaire grossier de part et d'autre d'une zone axiale creuse. Le pourtour de l'areola est une sorte d'épifacette formée de réseau β banal. Plus distalement (M2 — M3) le réseau α aréolaire envahit cette épifacette, la zone axiale de la crête fulcrale se comble de calcite dense et le crenularium secondaire se régularise (pl. IV, 7). Ce stade correspond au maximum d'évolution de la synarthrie chez *Conocrinus*. Dans la distèle, l'évolution se trouve bloquée plus ou moins précocement et donc à des stades variables d'organisation de l'articulation (pl. IV, 5, 6 et 8). Le blocage a lieu le plus souvent à un stade où la zone axiale de la crête fulcrale est creuse. Malgré cela, les synarthries les plus distales observées semblent rester fonctionnelles bien que les mouvements possibles soient plus limités. A partir de M3, les columnales développent des apophyses aux extrémités du grand diamètre de la facette. Il n'est pas exclu qu'elles permettent à la portion distale du pédoncule de s'accrocher aux aspérités du substratum. En effet, les fonds où *C. cherbonnieri* a été recueilli sont constitués par la roche en place avec des flaques de sable ou de gravier. Toutefois, des apophyses semblables existent aussi chez des *Conocrinus* fossiles qui vivaient sur des fonds vaseux (*Conocrinus pyriformis* de l'Éocène des Corbières).

Chez *C. cabiochi*, je n'ai examiné que les cinq dernières columnales du pédoncule du type. L'organisation générale de la synarthrie est la même. Mais la zone axiale de la crête fulcrale reste creuse (fig. 11C ; pl. IV, 3 et 4) sauf sur deux facettes où j'ai noté un début de comblement. L'épifacette périaréolaire est bien marquée. Il semble donc que chez cette espèce l'évolution de la synarthrie soit moins poussée que chez *C. cherbonnieri*. Il conviendrait toutefois de connaître la partie distale du pédoncule pour confirmer cette opinion.

En résumé, le genre *Conocrinus* est caractérisé par des synarthries à dépression aréolaire profonde mais restant limitée au centre de la facette et à zone axiale de la crête fulcrale fréquemment creuse.

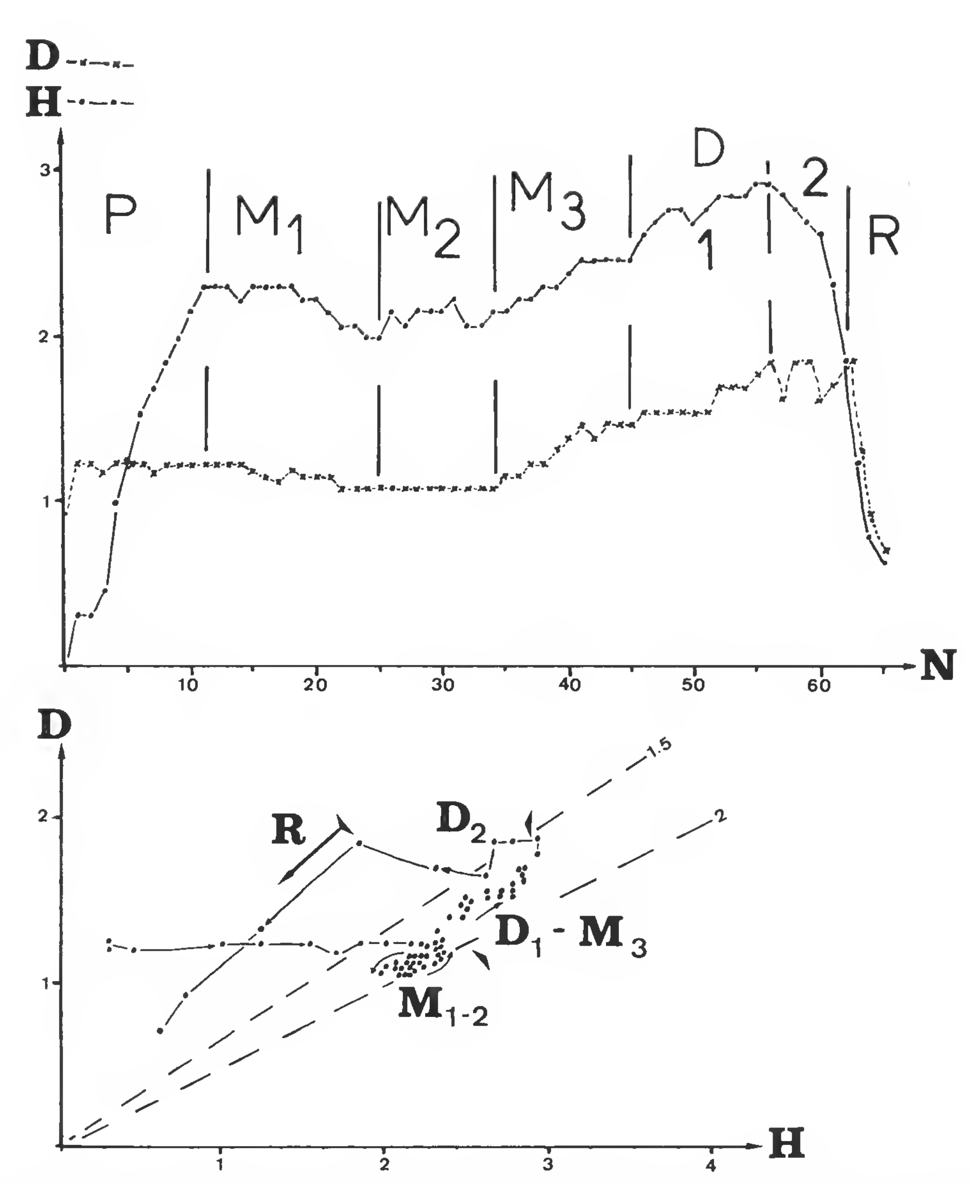



Fig. 9. — *Democrinus parfaiti*. Profils de croissance (en haut) et nuages de point de l'ensemble des columnales (en bas). Légendes : voir fig. 6 et 7. En plus : R, fraction du pédoncule incorporé dans le système d'ancrage par rhizoïdes. (Mesures effectuées sur le spécimen Z 453 C.)

### 4. **Pédoncule de** *Democrinus parfaiti*

#### A. — Biométrie

Les profils de croissance complets d'un individu adulte et probablement assez âgé (fig. 9) montrent que la proxistèle se différencie du reste du pédoncule par la croissance rapide de H. En revanche, on passe progressivement de la mésistèle à la distèle. Les columnales de *D. parfaiti* ont un diamètre maximum à peu près égal au diamètre de la base de la coupe dorsale dans la proxistèle, toujours légèrement inférieur au sein de la mésistèle (stade antérieur de croissance), et nettement supérieur dans la distèle. L'évolution biométrique des deux caractères est sensiblement parallèle de M1 à D1 inclus. Ainsi, le rapport H/D varie peu pour la majorité des columnales. La croissance de H est bloquée précocement à l'extrémité distale du pédoncule. Une partie des articles dont la croissance de D et de H s'est arrêtée à un stade juvénile est incorporée au système d'ancrage par rhizoïdes.

Les mesures effectuées sur un échantillon d'une douzaine de pédoncules entiers avec des spécimens de tous âges (fig. 10) mettent en évidence une assez forte corrélation positive entre D et H pour la grande majorité des columnales. Ceci correspond à un aspect constant des profils de croissance, que les spécimens soient jeunes ou âgés. La valeur moyenne de H/D est 2 ; elle est sensiblement inférieure pour les distèles et les formes âgées, légèrement supérieure pour les mésistèles des jeunes.

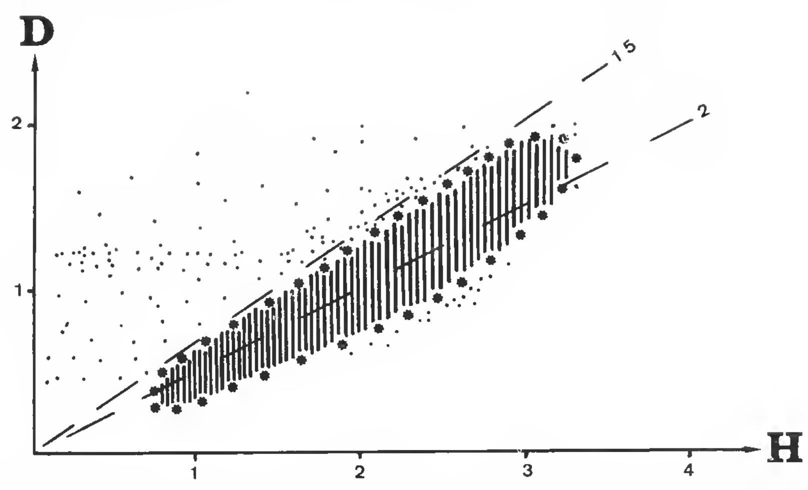



Fig. 10. — *Democrinus parfaiti*. Nuages de points de l'ensemble des columnales d'un échantillon représentant une douzaine de pédoncules complets d'âges variables. En hachuré : aire où sont regroupées 75 % des columnales.

#### B. — Facettes articulaires

Les deux premières columnales (pl. V, 1), encore protégées par la base de la coupe dorsale, ont l'aspect de disques aux bords festonnés et constitués d'une seule assise de

stéréome (réseau β). La seule trace de symétrie pentaradiée est le lumen pentagonal. La première articulation est donc une synostose sans aucune différenciation du réseau calcitique.

A partir de la troisième articulation (pl. V, 2 et 3), le réseau β devient plus régulier avec des centres de croissance nets dont la principale composante est paraxiale (croissance en hauteur rapide). Les mailles du réseau β se trouvent alors plus ou moins superposées les unes aux autres et peuvent donner l'impression d'une disposition en microcanaux paraxiaux propre au réseau α (Roux, 1971). Mais la trame reste relativement épaisse et il n'y a pas de fibres collagènes paraxiales individualisées qui pénètrent entre les mailles du stéréome [1]. La zone de contact entre les deux ossicules est limitée à la périphérie de la facette et soulignée par un réseau β syzygial. En deux points diamétralement opposés, ce réseau s'élargit et possède une trame particulièrement épaisse (pl. V, 2). D'articulation

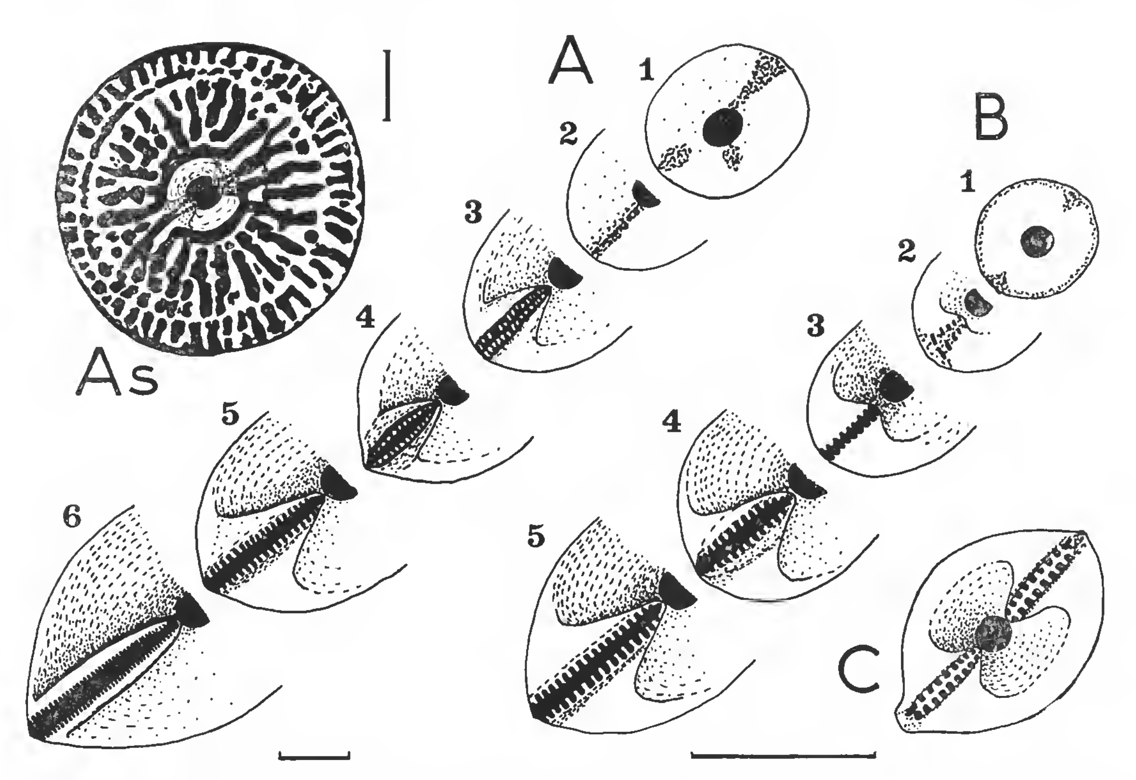



Fig. 11. — Comparaison entre l'ontogenèse des synarthries chez *Porphyrocrinus thalassae* et *Democrinus parfaiti*. A, *P. thalassae* ; As, syzygie distale précoce de *P. thalassae* ; B, *D. parfaiti* ; C, synarthrie de la mésistèle de *Conocrinus cabiochi*. Numérotation à partir du côté proximal. (Échelles : 1 mm.)

1. Les articulations 3, 4 et 5 ont des caractères de synostoses par leurs facettes planes sans réel relief, et des caractères de syzygies par la zone de contact (et sa microstructure) limitée à la marge externe. Ceci illustre la difficulté de définir une typologie rigoureuse alors que dans le détail force est de constater une évolution continue entre synostoses et syzygies avec de multiples variantes. Je préférerai noter des détails microstructuraux et suivre leur évolution à une multiplication de la terminologie désignant les modes d'articulation.

en articulation, ils évoluent en crête fulcrale primitive tandis qu'un réseau α typique se développe autour du lumen et que l'areola commence à se creuser (pl. V, 4 à 6). Parallèlement la forme de la facette d'abord circulaire devient de plus en plus elliptique. La synarthrie naît progressivement.

Les premières articulations de la mésistèle (pl. VI, 1) ont un aspect général très proche de celles de *Conocrinus*. Elles ne sont pleinement fonctionnelles que chez les jeunes. Chez les formes âgées, la crête fulcrale est envahie par des dépôts calcitiques qui préludent à l'ankylose complète chez les spécimens séniles. Le stade *Conocrinus* se maintient jusque vers la vingtième articulation (passage M1 — M2) (pl. VI, 2).

A partir de M2, les synarthries acquièrent de plus amples possibilités de mouvement. L'areola se creuse de part et d'autre de la crête fulcrale (pl. VI, 3). Les limites du réseau adjacent, d'abord arquées, deviennent subparallèles distalement. Le crenularium secondaire a son développement optimum dans les premières articulations de la distèle : de chaque côté de la zone axiale calcitique, le nombre de dents atteint la vingtaine (pl. IV, 4).

Une récapitulation de l'évolution des synarthries de *D. parfaiti* est donnée par la figure 11B. La dernière articulation du pédoncule est une synostose secondaire dont le centre a conservé le témoignage d'une organisation juvénile fonctionnelle : une synarthrie au stade *Conocrinus* d'évolution (pl. VI, 5 et 6). Elle sépare le pédoncule du système d'ancrage dans la vase. Celui-ci est formé de nombreux rhizoïdes partant d'une ou plusieurs anciennes columnales distales. Chaque rhizoïde est constitué d'ossicules allongés au réseau β indifférencié et unis entre eux par des synostoses banales.

### 5. **Pédoncule du genre** *Porphyrocrinus*

— Chez *Porphyrocrinus thalassae*

#### A. — Biométrie

La hauteur des columnales est le principal caractère qui permet de distinguer les trois parties du pédoncule (fig. 12). Elle reste très faible (inférieure à 0,5 mm) dans la proxistèle, croît régulièrement tout au long de la mésistèle et se stabilise au niveau de la distèle. Le diamètre maximum des articles est nettement inférieur au diamètre de la base de la coupe dorsale dans la proxistèle et dans la plus grande partie de la mésistèle. Les radiographies (pl. I, 1 à 5) montrent proximalement de P2 à M3a un témoin interne d'un stade de croissance antérieur des columnales dont il est possible de mesurer le diamètre D'. De la mésistèle à la coupe dorsale, D' croît régulièrement. En fait, on dispose là d'un moyen indirect d'apprécier le profil de croissance du diamètre de la base de la coupe dorsale. J'ai mené cette analyse précédemment lors de la description de la série-type de l'espèce (fig. 3). A partir de la mésistèle, la croissance de D est progressive. Seules les toutes dernières columnales de la distèle, dont les articulations sont des syzygies secondaires tardives, ont un diamètre qui augmente rapidement annonçant le disque de fixation. Le plus petit diamètre des facettes elliptiques varie relativement peu.

La comparaison entre les profils de croissance de H, D et d fait apparaître que les

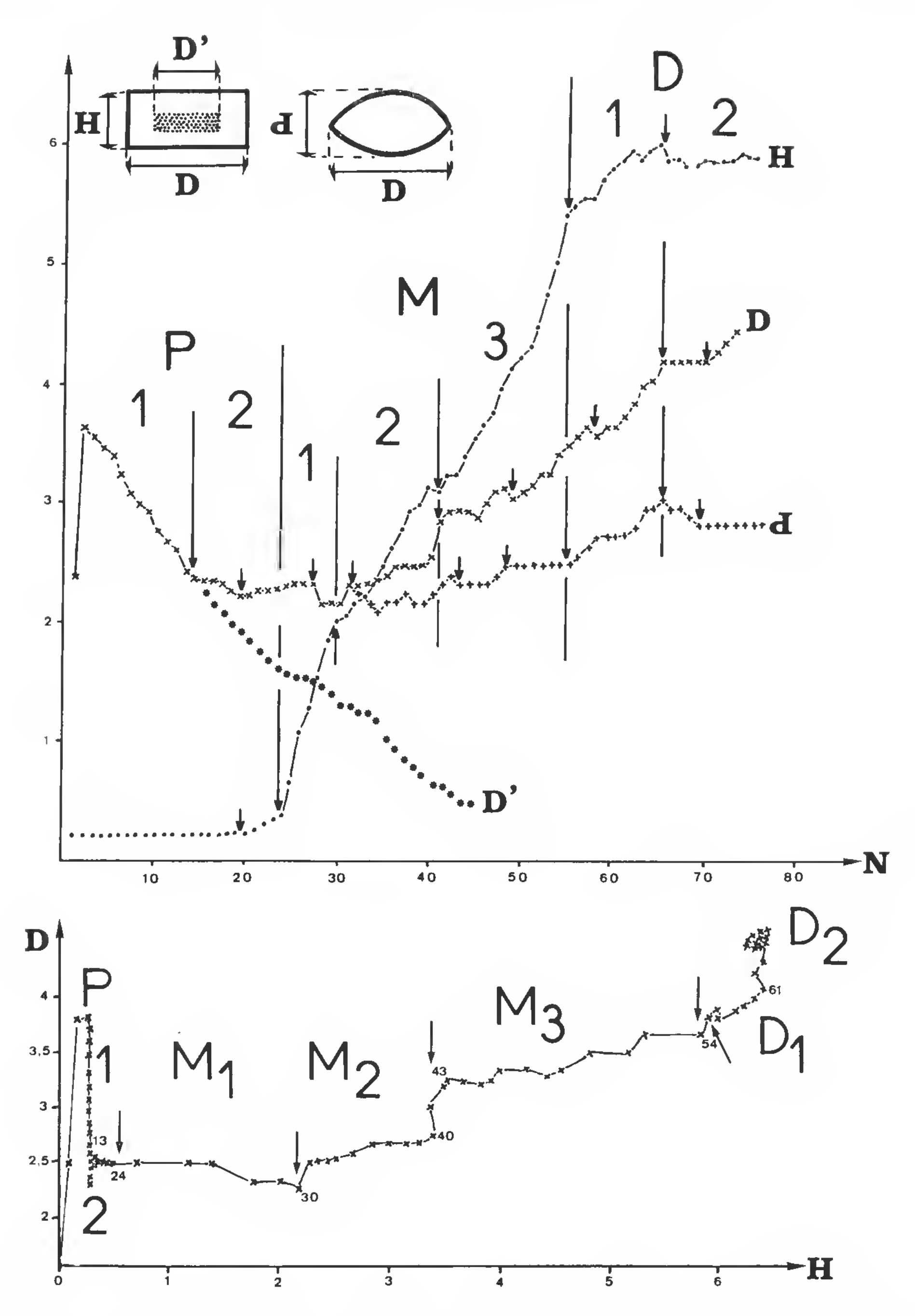



Fig. 12. — *Porphyrocrinus thalassae.* Profils de croissance des principaux paramètres des columnales de Sp. 2, et variations concomitantes de D et H sur le même spécimen. Légendes : voir fig. 6 et 7. (Commentaire dans le texte.)

discontinuités dans l'évolution de chacun des caractères ne sont pas simultanées. Les modifications de la morphologie d'ensemble des columnales ne sont que la résultante des modes de croissance propres à chacun des caractères. Ainsi, l'analyse bivariée de D et de H permet de différencier avec beaucoup de netteté les diverses subdivisions du pédoncule.

Sur l'ensemble du matériel, les variations d'aspect des profils de croissance de D et H sont importantes. Elles semblent assez indépendantes de la croissance. Il s'ensuit une faible corrélation positive entre les deux variables pour toutes les columnales des distèles et des mésistèles. La majorité de celles-ci ont une valeur de H/D comprise entre 0,6 et 1,5 (fig. 13).

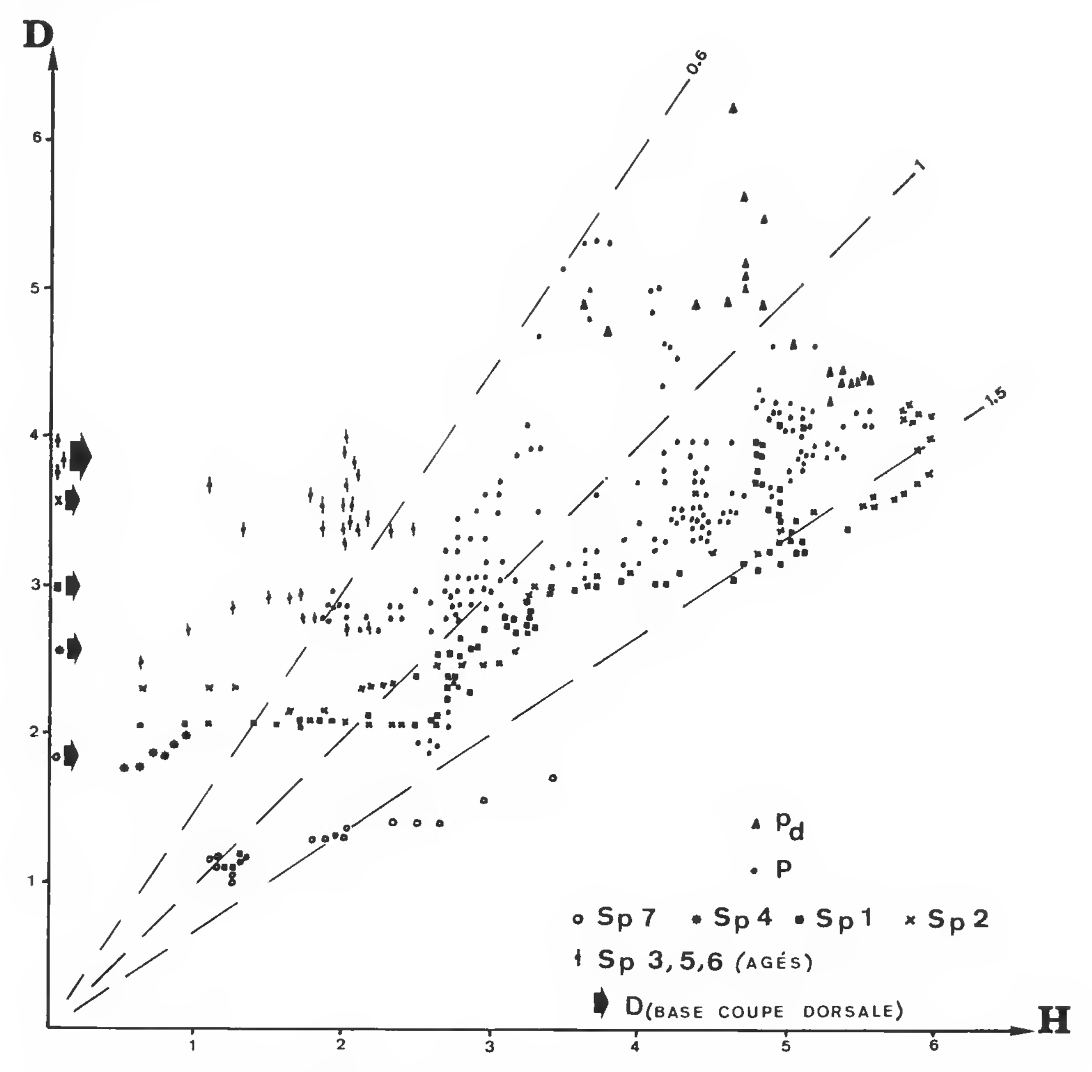



FIG. 13. — *Porphyrocrinus thalassae*. Nuages de points de l'ensemble des columnales recueillies. Légendes : voir fig. 6 et 7. (Commentaire dans le texte.)

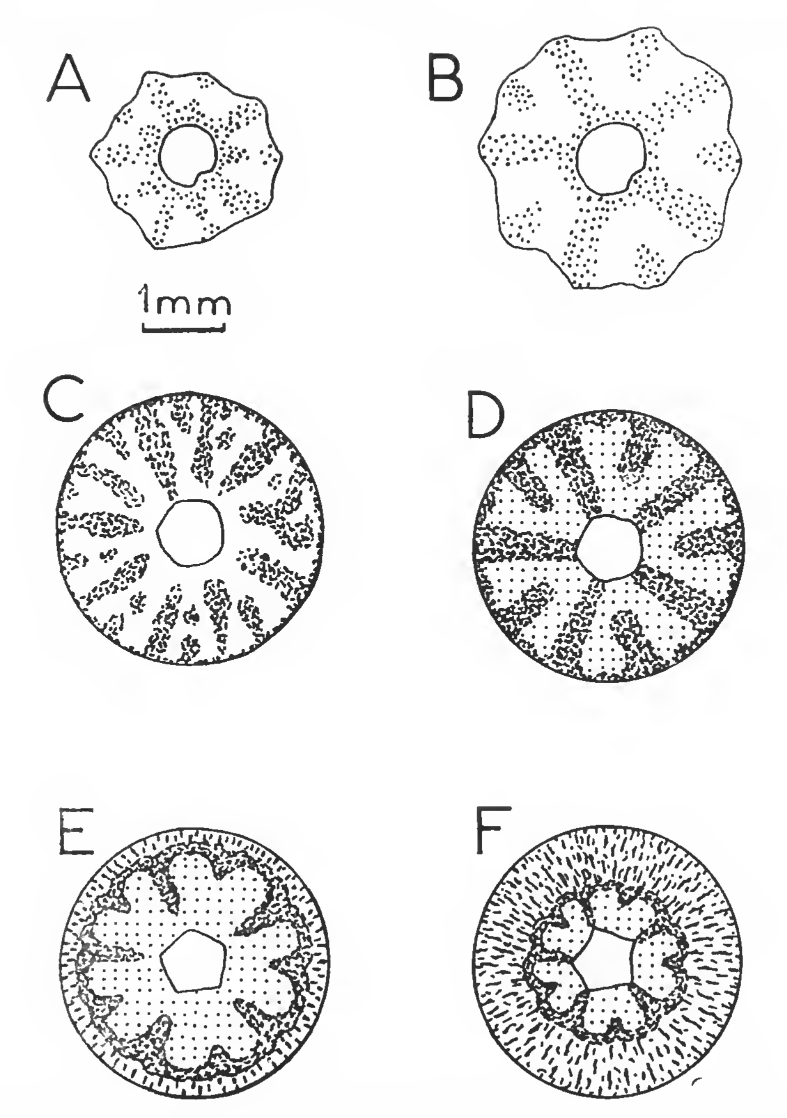



Fig. 14. — *Porphyrocrinus thalassae*. Articulations de la proxistèle. De A à F, évolution à partir de la coupe dorsale ; A et B, synostoses proximales ; C, stade multiradié ; D à F, stades pentaradiés avec areola (stade « Encrinus »).

## B. — Facettes articulaires

Dès les toutes premières columnales, les facettes articulaires présentent une symétrie radiée (fig. 14, A et B). On note d'abord une très légère différence dans la taille des mailles du réseau β primitif (pl. VII, 1), ensuite un développement de crêtes rayonnantes en relief (zones de contact entre les deux ossicules) formées par un réseau β syzygial de plus en plus

évolué (pl. VII, 2 à 4). Toutes les articulations de la proxistèle sont des syzygies sauf les toutes premières qui sont des synostoses. Chez le spécimen 4 (jeune mature), les premières syzygies sont pentaradiées avec chaque secteur lui-même bilobé. La géométrie reste la même tout au long de la proxistèle ; toutefois, plus les facettes sont éloignées de la coupe dorsale, plus l'aire centrale pentaradiée a un faible rayon et se trouve entourée par une épifacette plus large (pl. VII, 5). Chez le spécimen 3 (âgé), avant de prendre le même aspect, les facettes ont une symétrie multiradiée près de la coupe dorsale (pl. VII, 6). Dans les deux cas, le lumen circulaire ou subcirculaire au début devient fortement pentagonal à l'opposé de la coupe dorsale. Les lobes déprimés et délimités par le réseau β syzygial sont tapissés de réseau α typique. Il s'agit d'une véritable areola. Elle n'existe pas sur les facettes multiradiées.

Le passage de la proxistèle à la mésistèle est souvent très rapide chez les formes âgées. Il est plus progressif chez les jeunes et permet ainsi d'observer l'évolution de l'articulation en synarthrie. Au fur et à mesure de la croissance en hauteur de la columnale, le réseau α aréolaire envahit la facette à l'exception de sa bordure externe et de deux crêtes diamétralement opposées dont le réseau β syzygial devient plus dense (pl. VIII, 1 à 2). Ainsi prend naissance une crête fulcrale primitive qui permet à l'articulation d'être fonctionnelle dès que son relief s'accentue (pl. VIII, 4). Chez le spécimen 3, l'articulation qui précède la première synarthrie possède trois ébauches de crêtes fulcrales (pl. VIII, 3). Dans ce cas, l'évolution de la symétrie pentaradiée vers la symétrie bilatérale des facettes passe par un stade triradié. Je discuterai plus loin l'intérêt de cette observation.

Dès les premières synarthries fonctionnelles, l'areola se creuse. Rapidement, la crête est fortement en relief et la facette acquiert une organisation très proche du stade *Democrinus* (pl. VIII, 5-6). Ce stade s'observe encore plus clairement sur les columnales les plus distales conservées sur le plus jeune spécimen du matériel recueilli (Sp 7) (pl. IX, 2).

Dans la partie distale de la mésistèle des adultes et au début de la distèle, la synarthrie atteint son maximum d'évolution chez *P. thalassae* (pl. IX, 1). La crête fulcrale est nettement dégagée sur toute sa longueur par la dépression aréolaire qui s'est approfondie sur tout le reste de la facette. Les limites du réseau adjacent sont verticales et subparallèles. Chaque bande du crenularium secondaire possède une quarantaine de dents.

Vers l'extrémité distale du pédoncule, des syzygies secondaires apparaissent. Elles se développent rarement précocement. Mais ce cas est précieux car il permet d'observer que l'organisation de la facette des synarthries juvéniles passe par un stade *Conocrinus* (pl. IX, 5). Les dernières articulations de la distèle (syzygies secondaires tardives) ne sont plus fonctionnelles. Leur crête fulcrale (pl. IX, 3-4) est un véritable document récapitulatif de l'ontogenèse de la synarthrie. Elle montre, du canal axial vers l'extérieur : le stade *Conocrinus* avec la zone axiale creuse, le stade *Democrinus* avec le comblement de la zone axiale et le stade final de *P. thalassae* en cours d'ankylose envahi par des plages calcitiques. Le reste de la facette des syzygies secondaires présente des crêtes multiradiées (fig. 11, As). Lorsqu'elles se développent précocement, elles possèdent l'emboîtement typique des symmorphies.

Les aspects successifs des articulations de *Porphyrocrinus thalassae* sont regroupés dans les figures 11A et 14.

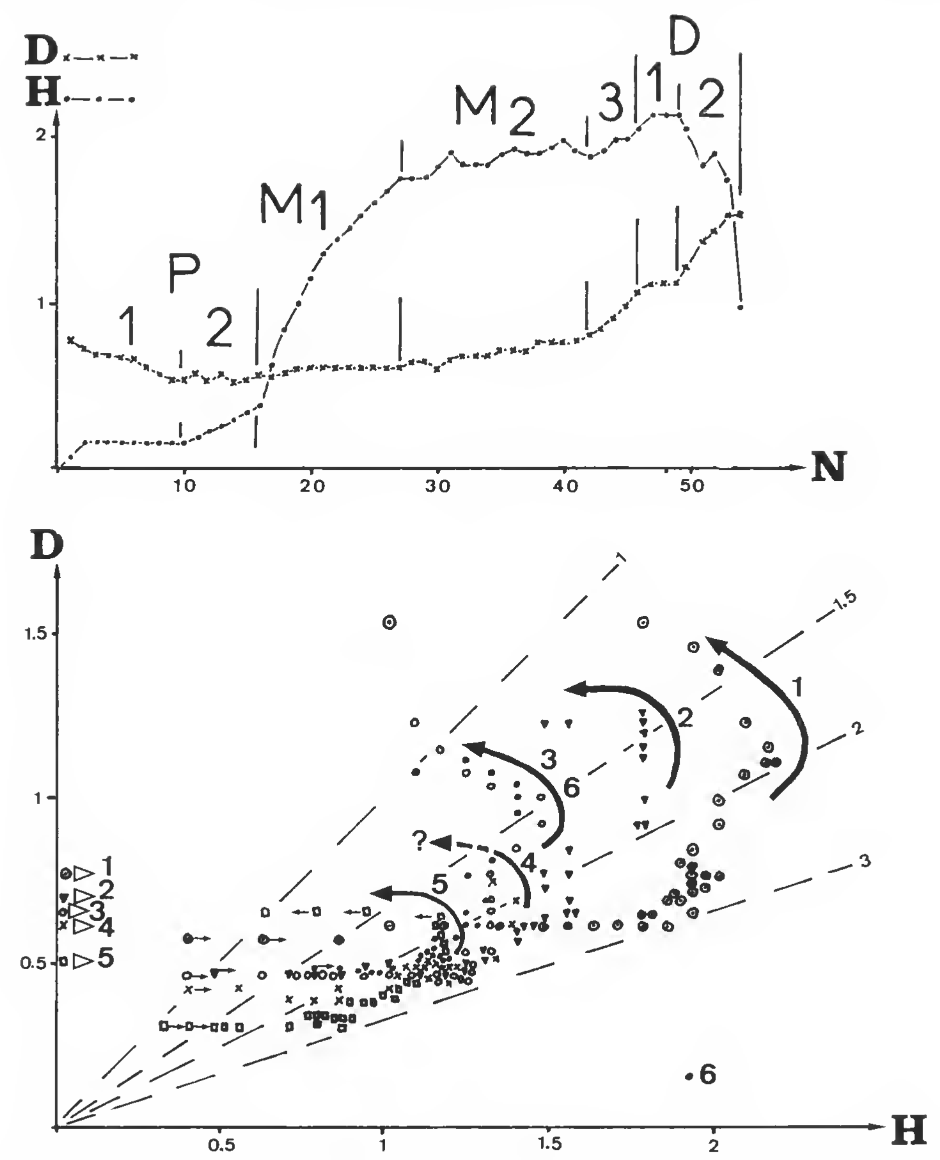



Fig. 15. — *Porphyrocrinus incrassatus*. Profil de croissance de D et H sur un spécimen Z 429 (en haut) et nuages de points en fonction des mêmes paramètres pour l'ensemble des columnales des spécimens recueillis (en bas). Légendes : voir fig. 6 et 7.

— Chez *Porphyrocrinus incrassatus*

A. — Biométrie

Les grands traits des profils de croissance de H et de D sont très proches chez les deux espèces de *Porphyrocrinus*. La principale différence d'aspect tient à la taille beaucoup

plus importante de *P. thalassae*. Notamment, la croissance de la hauteur se stabilise plus vite chez *P. incrassatus* (fig. 15), et les columnales les plus distales tendent à une valeur de H/D égale ou même inférieure à 1.

Chez *P. incrassatus*, l'aspect des profils de croissance varie moins et est nettement lié à l'âge du spécimen. Sur l'ensemble des six pédoncules analysés, environ la moitié des columnales ont une valeur de H/D comprise entre 3 et 2 et appartiennent à la mésistèle. Toutefois, la corrélation entre H et D reste très faiblement positive.

### B. — Facettes articulaires

La première columnale, encore protégée par la base de la coupe dorsale, possède un lumen pentalobé. Son réseau β a déjà des signes de symétrie pentaradiée. Les six articulations suivantes sont identiques. Un réseau β syzygial en relief délimite cinq lobes séparés constituant l'areola (réseau α) et entoure le lumen (périlumen différencié) (pl. X, 1 à 3). Une crête radiale d'une facette s'engage dans une gouttière correspondante de la facette opposée. Malgré son aspect général de syzygie, une telle articulation est une véritable ébauche de symplexie. La présence d'un périlumen laisse à penser que le système est fonctionnel mais avec des mouvements très limités. Dès la huitième articulation, le réseau α aréolaire commence à envahir la facette et selon le processus déjà décrit plus haut, les synarthries se développent. L'organisation des facettes de la mésistèle (pl. X, 4 et 5) est très proche de celle de leurs homologues du plus jeune spécimen de *P. thalassae*. Il s'agit du stade *Democrinus* de la crête fulcrale, mais d'emblée la dépression aréolaire est très largement creusée. Distalement, la crête fulcrale s'allonge, perd l'essentiel de son réseau adjacent ; le crenularium secondaire compte une vingtaine de dents de chaque côté d'une zone axiale étroite. Son élégance et l'économie de matière qui entre dans sa réalisation pour une efficacité fonctionnelle optimum me font penser qu'il s'agit là de la synarthrie la plus évoluée parmi toutes celles que nous avons décrites (pl. X, 6 et 7).

## III. ONTOGENÈSE ET ÉVOLUTION MORPHOFONCTIONNELLE DES PÉDONCULES

Dans l'ensemble des cas examinés, j'ai pu retrouver les principales subdivisions dans chaque portion du pédoncule. Les variations les plus fortes portent sur l'importance et la netteté de l'individualisation de la proxistèle. Il me semble intéressant de lier ce problème à celui de la forme de la coupe dorsale. La comparaison entre *Democrinus parfaiti* et *Porphyrocrinus thalassae* (fig. 16) montre clairement que la même géométrie d'ensemble est réalisée au cours de la croissance, soit par allongement des basales, soit par développement de la proxistèle. L'un ou l'autre des modes de réalisation de la forme peut avoir plus ou moins d'importance. Ceci s'observe clairement au sein des populations de *D. parfaiti*.

Macurda et Meyer (1974) ont observé la position de vie de *Democrinus* : sa couronne est ouverte en travers d'un courant marin. La géométrie de l'ensemble coupe dorsale-

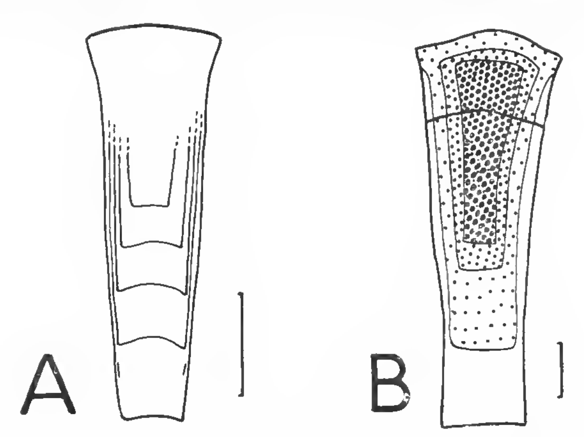



Fig. 16. — Comparaison entre la croissance de la coupe dorsale de *Democrinus parfaiti* et l'ensemble proxistèle-coupe dorsale de *Porphyrocrinus thalassae*. A, *D. parfaiti*, d'après radiographie de Sp. Z 453 B ; B, *P. thalassae*, superposition des contours des Sp. 2, 4, 5 et 7. (Échelle 2 mm.)

proxistèle me semble, dans certains cas, être nettement influencée par des facteurs hydrodynamiques. Ce caractère adaptatif parfois réalisé au cours de la croissance d'un individu n'est bien entendu probablement pas héréditaire. Il me semble donc difficile de distinguer certaines espèces uniquement à partir de la forme de la capsule dorsale et du nombre d'articles proximaux du pédoncule. En conséquence, une révision des espèces du genre *Democrinus* et la recherche de nouveaux caractères discriminatoires sont indispensables.

D'autres genres comme *Zeuctocrinus* et *Phrynocrinus* ont une proxistèle et une coupe dorsale très réduites en hauteur, mais cela n'a pas forcément une signification morphofonctionnelle. Nous ne disposons pas d'informations suffisantes pour discuter ces derniers cas.

Dans la mésistèle et la distèle, la stabilisation ou le blocage précoce de la croissance des columnales se produit à des niveaux divers, avec des modalités différentes selon les variables analysées. Il est indispensable d'avoir une connaissance précise de la croissance d'un pédoncule avant de tenter toute interprétation ontogénétique des facettes articulaires.

J'ai apprécié, dans l'analyse qui précède, des niveaux successifs d'organisation des articulations marqués par des « stades » ontogénétiques. Chaque espèce décrite montre une évolution des facettes qui lui est propre. Même si l'on retrouve des stades d'organisation générale des facettes communs à plusieurs taxons, dans le détail, la morphologie n'est jamais exactement homologue. Par exemple, le stade « *Democrinus* » présente chez le genre *Porphyrocrinus*, dès les toutes premières étapes de la formation de la synarthrie (chez le jeune ou chez l'adulte), un creusement de la dépression aréolaire et par conséquent un dégagement en relief de la crête fulcrale plus rapide et plus important qu'il n'apparaît dans les articulations les plus évoluées du genre *Democrinus*.

Dans l'interprétation des données ontogénétiques, il convient d'être prudent car il me semble impossible dans certains cas de savoir si, entre l'organisation des articulations de deux taxons différents, il existe une réelle homologie ou une simple analogie. Il n'en reste pas moins que parmi les espèces décrites, l'organisation des synarthries est très fruste chez *Zeuctocrinus*, et apparemment la plus évoluée chez *Porphyrocrinus* ; et c'est dans

le dernier cas que l'on retrouve le maximum de stades ontogénétiques évoquant l'organisation moins perfectionnée des articulations d'autres espèces.

La prudence des interprétations doit être d'autant plus grande quand il s'agit de comparer la faune actuelle aux faunes fossiles de Bourguetierinina, et même de *Millericrinida*. Toutefois, il est frappant de constater que l'organisation pentaradiée des facettes de la proxistèle de *Porphyrocrinus thalassae* est celle des articles proximaux d'*Encrinus liliiformis* (Trias). Les columnales proximales pentaradiées de *Porphyrocrinus incrassatus* et de nombreux *Millericrinus* jurassiques ont le même type de facettes. L'organisation multiradiée dans la proxistèle de *Porphyrocrinus thalassae* ressemble à celle des facettes médianes et distales de la plupart des *Millericrinus* du Jurassique Supérieur. La crête fulcrale primitive, avec un simple réseau β syzygial et une zone axiale creuse, est le mode d'articulation le plus fréquent chez les *Bourgueticrinus* du Crétacé Supérieur. Le stade « *Conocrinus* » abonde dans le matériel paléogène. Le « stade *Democrinus* » n'apparaît clairement pour la première fois que chez *Democrinus londonensis* (Éocène), et le « stade *Porphyrocrinus* » n'a pas encore été décrit chez les fossiles, je ne l'ai retrouvé partiellement que sur du matériel imparfaitement conservé du Miocène terminal du sud de l'Espagne (Montenat et Roux, *à paraître*). De plus, l'organisation triradiée décelée chez *Porphyrocrinus thalassae* n'est pas rare au Crétacé Supérieur (Rasmussen, 1961) ; je l'ai retrouvé aussi chez *Democrinus londonensis*.

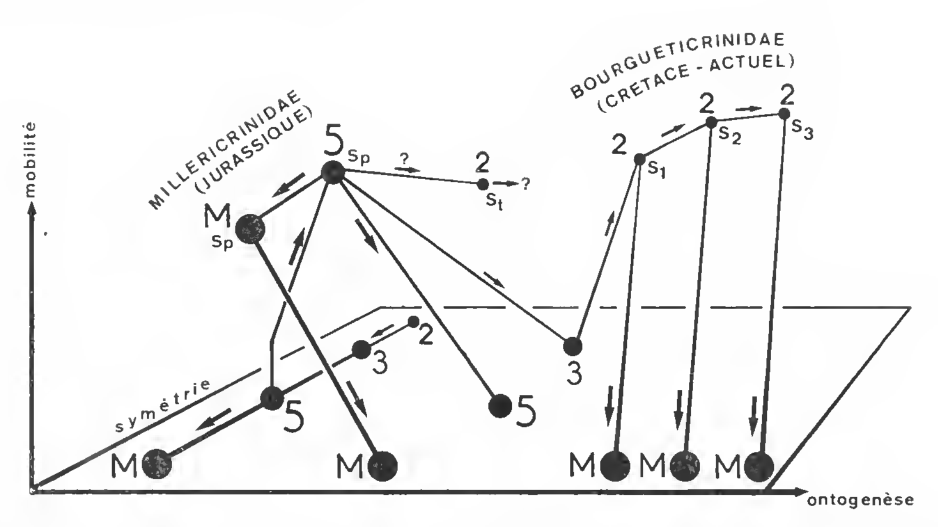



Fig. 17. — Schéma récapitulatif de l'ontogenèse du pédoncule de *Porphyrocrinus* et de l'évolution des Millericrinida. M, symétrie multiradiée ; Sp, symplexie ; St, synarthrie des *Thiollierieriinus* ; S1 à S3, synarthries ; S1, stade *Conocrinus* ; S2, stade *Democrinus* ; S3, stade *Porphyrocrinus*. Les articulations contenues dans le plan de mobilité nulle sont à gauche des synostoses ou des syzygies primaires, à droite des synostoses et des syzygies secondaires.

L'ontogenèse du pédoncule de *Porphyrocrinus thalassae* est le cas le plus spectaculaire d'une récapitulation de l'évolution des articulations du pédoncule des *Millericrinida* au cours des temps géologiques depuis le Trias (fig. 17). Deux grandes étapes apparaissent : du Trias au Crétacé inférieur, l'organisation pentaradiée tend à évoluer vers une organi-

sation multiradiée : à partir du Jurassique terminal, une crise importante affecte le groupe (disparition des *Millericrinus* et des *Apiocrinus*), et une première tentative de symétrie bilatérale caractérise les *Thiollierierinus* ; dès le Crétacé supérieur, les synarthries se développent avec une dépression aréolaire de plus en plus accentuée jusqu'aux *Porphyrocrinus* actuels.

Ce schéma général amène plusieurs remarques. L'origine des Millericrinida est mal connue, et la position systématique des Encrinidae, et notamment du genre *Encrinus*, est incertaine. Or, les caractères ontogénétiques de la proxistèle des *Porphyrocrinus* évoquent une relation phylogénétique entre ces deux taxons dont la nature serait à élucider. D'autre part, parmi les Bathycrinidae à dix bras, seul le pédoncule de *Bathycrinus aldrichianus* a fait l'objet d'une description précise par Macurda et Meyer (1976). Ses columnales distales ont une organisation très proche de celles de *Democrinus parfaiti*, mais les columnales de la mésistèle ont une crête fulcrale large et primitive qui entoure le canal axial comme chez *Zeuctocrinus*. Cette dernière organisation est connue chez le premier *Bathycrinus* certain : *B. windi* (Rasmussen, 1961) ; elle n'apparaît pas dans l'ontogenèse de *Democrinus* et de *Porphyrocrinus*, et, de plus, elle me semble incompatible avec le mode de creusement de l'areola autour du canal axial chez ces deux genres.

Pour intégrer ces données dans un raisonnement logique, il convient de ne pas avoir une conception trop simpliste de la relation entre l'ontogenèse d'un individu et l'évolution d'un groupe au cours des temps géologiques. Dès le début de sa croissance, un individu d'une espèce possède un patrimoine génétique qui, potentiellement, peut permettre la réalisation de diverses organisations morphofonctionnelles, les unes étant historiquement communes à l'ensemble du groupe auquel appartient l'espèce, les autres étant propres à l'espèce et la caractérisant. Je pense qu'il serait erroné de considérer que la récapitulation de caractères ancestraux au cours de l'ontogenèse consiste en un décodage bien ordonné, au fur et à mesure de la croissance du pédoncule, des acquisitions génétiques successives de l'espèce. Un plan d'organisation des facettes potentiellement réalisables peut s'exprimer (ou pas) à des moments variables de la croissance et à des niveaux différents du pédoncule selon les espèces. Par exemple, le stade *Conocrinus* s'exprime complètement (dépression aréolaire et crête fulcrale) au niveau des columnales distales de très jeunes *Porphyrocrinus thalassae* comme en témoignent les syzygies secondaires précoces. Chez *Democrinus parfaiti*, il apparaît en plus partiellement (surtout la dépression aréolaire) dans la partie proximale du pédoncule. Chez *Porphyrocrinus*, le stade *Democrinus* apparaît plus tôt au cours de la croissance (niveau distal des très jeunes, mésistèle des formes âgées) que le stade *Millericrinus* multiradié (dernières columnales formées par les spécimens séniles). Dans une discussion récente, Dobzhansky (1975) rappelle une notion moderne importante touchant la relation génotype-phénotype : « Genes determine not constant characters but the norm of reaction of the developing organism in different environments ». Pour fondamentale que soit l'influence de l'environnement sur la réalisation d'un mode d'organisation morphofonctionnelle, elle ne peut être invoquée dans le cas d'expression de caractères phénotypiques ancestraux au niveau d'articulations non fonctionnelles (stades pentaradiés de la proxistèle des *Porphyrocrinus* adultes). Par ailleurs, dans un pédoncule donné, les articulations qui permettent la plus grande amplitude de mouvements ne sont pas toujours celles qui ont l'organisation la plus élaborée.

Toutes les remarques qui précèdent montrent la nécessité et l'intérêt d'une meilleure

connaissance détaillée des pédoncules des espèces actuelles de Bourgueticrinina et surtout de ceux des formes fossiles, avant de progresser valablement plus loin dans l'interprétation des observations présentées ici.

## IV. CONCLUSIONS

La richesse de la faune de Crinoïdes pédonculés recueillie par la « Thalassa » dans le golfe de Gascogne m'aura permis d'aborder des problèmes fondamentaux touchant l'ensemble des Bourgueticrinina actuels et fossiles.

A propos de l'organisation des bras, j'ai insisté sur les points communs qui existent entre les genres *Porphyrocrinus*, *Democrinus* et *Rhizocrinus*. Les caractères des synarthries du pédoncule confirment nettement l'affinité entre ces trois taxons auxquels il faut joindre le genre *Conocrinus*. J'avais aussi souligné que le genre *Zeuctocrinus* possédait une couronne très proche de celle des Bathycrinidae à dix bras. Les synarthries de son pédoncule, malgré quelques aspects semblables, sont plus primitives que celles de la mésistèle de *Bathycrinus*. Toutefois, une filiation entre certains Phrynocrinidae, tel *Zeuctocrinus*, et des Bathycrinidae comme *Bathycrinus* et *Monachocrinus*, reste envisageable.

L'attribution de plusieurs espèces du Crétacé supérieur à des genres actuels (Rasmussen, 1961) est le plus souvent fondée sur la convergence des caractères de la coupe dorsale, mais les columnales ont des articulations très primitives. Il en est de même de l'organisation des bras quand celle-ci est aussi bien connue que chez *Dunnicrinus* (Moore, 1967). En fait, la classification actuellement admise des Bourgueticrinina repose sur une définition des taxons très empirique. La morphologie comparée des articulations du pédoncule devrait permettre de proposer une classification s'appuyant sur des documents ontogénétiques et les possibilités de reconstitutions phylogénétiques qui en découlent. Et ceci d'autant mieux que les columnales isolées sont des fossiles fréquemment conservés en abondance.

Les problèmes que nous avons soulevés à propos du pédoncule avaient été évoqués par Gislen (1924) à propos de l'organisation des bras des Crinoïdes. Il est certain que ces deux parties du squelette sont celles qui sont le plus soumises à des impératifs morphofonctionnels dépendant des conditions écologiques. L'étude précise des articulations du squelette est une importante source d'informations qui est encore incomplètement explorée mais qui trouve un regain d'intérêt dans les possibilités offertes par la microscopie électronique à balayage.

Le pédoncule de *Porphyrocrinus thalassae* est un cas remarquable. Il est, en effet, rare de pouvoir observer sur un animal adulte autant de témoins de morphologies ancestrales.

Index des noms de genre et d'espèce cités



Les numéros des pages en gras correspondent aux passages les plus importants sur le taxon.

## RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

Bather, F. A., 1899. — A phylogenetic classification of the Pelmatozoa. *Rep. Br. Ass. Advnt Sci.*, **1898** : 916-923, 1 fig.

— 1900. — Crinoidae, in Tractise on Zoology, Lankester R. (édit.), London, part III : 94-204, 127 text-fig.

Carpenter, P. H., 1884. — Crinoidea. I. The stalked crinoids. *Rep. Challenger Soc.*, Zool., **11** (32) : 1-440, 62 pl., 21 text-fig.

Clark, A. H., 1907. — Two new crinoids from the North Pacific ocean. *Proc. U.S. natn. Mus.*, **32** : 507-512, 2 fig.

— 1912. — *Naumachocrinus*, a new genus belonging to the crinoid family Phrynocrinidae. *Proc. U.S. natn. Mus.*, **42** : 195-197.

— 1917. — A revision of the recent genera of the crinoid family Bourgueticrinidae with the description of a new genus. *J. Wash. Acad. Sci.*, U.S.A., **7** : 388-392.

— 1923. — Crinoidea. *Dan. Ingolf-Exped.*, Copenhagen, **4** (5) : 1-58, 58 fig.

Clark, A. M., 1970. — Echinodermata. Crinoidea. *Marine Invertebrates of Scandinavia*, Oslo, **3** : 1-55, 19 fig.

— 1973. — Some new taxa of recent stalked crinoidea. *Bull. Br. Mus. nat. Hist.*, Zoology, **25** (7) : 267-288, 2 pl., 6 text-fig.

Dobzhansky, T., 1975. — Darwinian or « oriented » evolution ? *Evolution*, **29** (2) : 376-378.

Doderlein, L., 1907. — Die gestielten Crinoiden der Siboga Expedition. *Siboga Exped.*, Leiden, **42***a* : 1-52, 23 pl., 12 fig.

Gislen, T., 1924. — Echinoderm studies. *Zool. Bidr. Upps.*, **9** : 1-316, 355 fig.

— 1925. — Two new stalked crinoids from the Kei Islands. *Vidensk. Meddr dansk naturh. Foren.*, **79** : 85-95, 22 fig.

— 1933. — A small collection of crinoids from St. Helena. *Vidensk. Meddr dansk naturh. Foren.*, **93** : 475-483,1 pl., 9 fig.

— 1938. — A revision of the recent Bathycrinidae, with a study of their phylogeny and geographical distribution. *Acta Univ. lund.*, **34** (10) : 1-30, 18 fig.

— 1947. — The Echinoderms collected by the « Skagerak » Expedition in the Eastern Atlantic. II. Crinoidea. *Göteborgs K. Vetensk. -o. VitterhSamh. Handl.*, Ser. B, **5** (10) : 1-9, 3 fig.

— 1951. — Crinoidea, with a survey of the bathymetric distribution of the deep sea crinoids. *Rep. Swed. deep Sea Exped.*, **2** (1) : 49-59, 2 fig., 1 pl.

Macurda, D. B., et D. L. Meyer, 1974. — The feeding posture of modern stalked crinoids (Echinodermata). *Nature*, U.S.A., **247** : 394-396, 1 fig.

— 1975. — The microstructure of the crinoid endoskeleton. *Paleont. Contr. Univ. Kans.*, **74** : 1-22, 30 pl.

— 1976. — The morphology and life habits of the abyssal crinoid *Bathycrinus aldrichianus* and its paleontological implications. 5 pl., 5 text-fig. (A paraître).

Matsumoto, H., 1913. — On a new stalked crinoid from the Sagami Sea (*Phrynocrinus obtortus*). *Ann. zool. jap.*, **8** : 221-224.

Montenat, C., et M. Roux. — Une faune de Crinoïdes du Miocène supérieur du Sud de l'Espagne. (*A paraître*.)

Moore, R. C., 1967. — Unique stalked crinoids from Upper Cretaceous of Mississippi. *Paleont. Contr. Univ. Kans.*, **17** : 1-35, 8 pl., 8 fig.

Moore, R. C., R. M. Jeffords et T. H. Miller, 1968. — Morphological features of crinoid columns. *Paleont. Contr. Univ. Kans.*, **8** : 1-30, 4 pl., 5 fig.

Orbigny, A. d', 1850. — Prodrome de Paléontologie. Paris, **2** : 1-428.

Perrier, E., 1883. — Sur un nouveau Crinoide fixé, le *Democrinus parfaiti*, provenant des dragages du « Travailleur ». *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, **96** : 450-452.

Rasmussen, H. W., 1961. — A monograph on the cretaceous Crinoidea. *Biol. Skr.*, **12** : 1-428, 60 pl.

— 1972. — Lower tertiary Crinoidea, Asteroidea and Ophiuroidea from northern Europe and Greenland. *Biol. Skr.*, **19** (7) : 1-83, 14 pl., 5 text-fig.

Raynaud, J. F., 1969. — Lamellibranches lithophages. Application à l'étude d'un conglomérat à cailloux perforés du Miocène du Midi de la France. *Trav. Lab. Paleontol. Orsay*, **1** : 1-52, 10 pl.

Roux, M., 1971. — Recherches sur la microstructure des pédoncules de Crinoïdes post-paléozoïques. *Trav. Lab. Paléontol. Orsay* : 1-83, 4 pl., 34 fig.

— 1974. — Les principaux modes d'articulation des ossicules du squelette des Crinoïdes pédonculés actuels. Observations microstructurales et conséquences pour l'interprétation des fossiles. *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, sér. D, **278** : 2015-2018, 4 fig.

— 1975. — Microstructural analysis of the Crinoid stem. *Paleont. Contr. Univ. Kans.*, **75** : 1-7, 2 pl., 5 text-fig.

— 1976. — Découverte dans le golfe de Gascogne de deux espèces actuelles du genre cénozoïque *Conocrinus*. *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, sér. D, **283** : 757-760, 2 fig.

Sars, M., 1868. — Mémoires pour servir à la connaissanee des Crinoïdes vivants. *Christiania* : 1-65, 6 pl.

Ubaghs, G., 1953. — Classe des Crinoïdes. *In* Piveteau, J., Traité de Paléontologie, Masson (édit.), **3** : 658-773, 166 fig.

*Manuscrit déposé le 4 mars 1976.*

PLANCHE I

1 à 5. — *Porphyrocrinus thalassae* nov. sp. : 1, Radiographie de Sp. 2. × 6,5 ; 2, Radiographie de Sp. 5. × 6,5 ; 3, Radiographie de Sp. 3. × 6,5 ; 4, Radiographie de Sp. 4. × 6,5 ; 5, Radiographie de Sp. 7. × 6,5.

6 à 8. — *Zeuctocrinus gisleni* A. M. Clark : 6, Radiographie de Sp. 2. × 6,5 ; 7, Radiographie d'un fragment proximal de la mésistèle. × 6,5 ; 8, Radiographie d'un fragment distal de pédoncule. × 6,5.

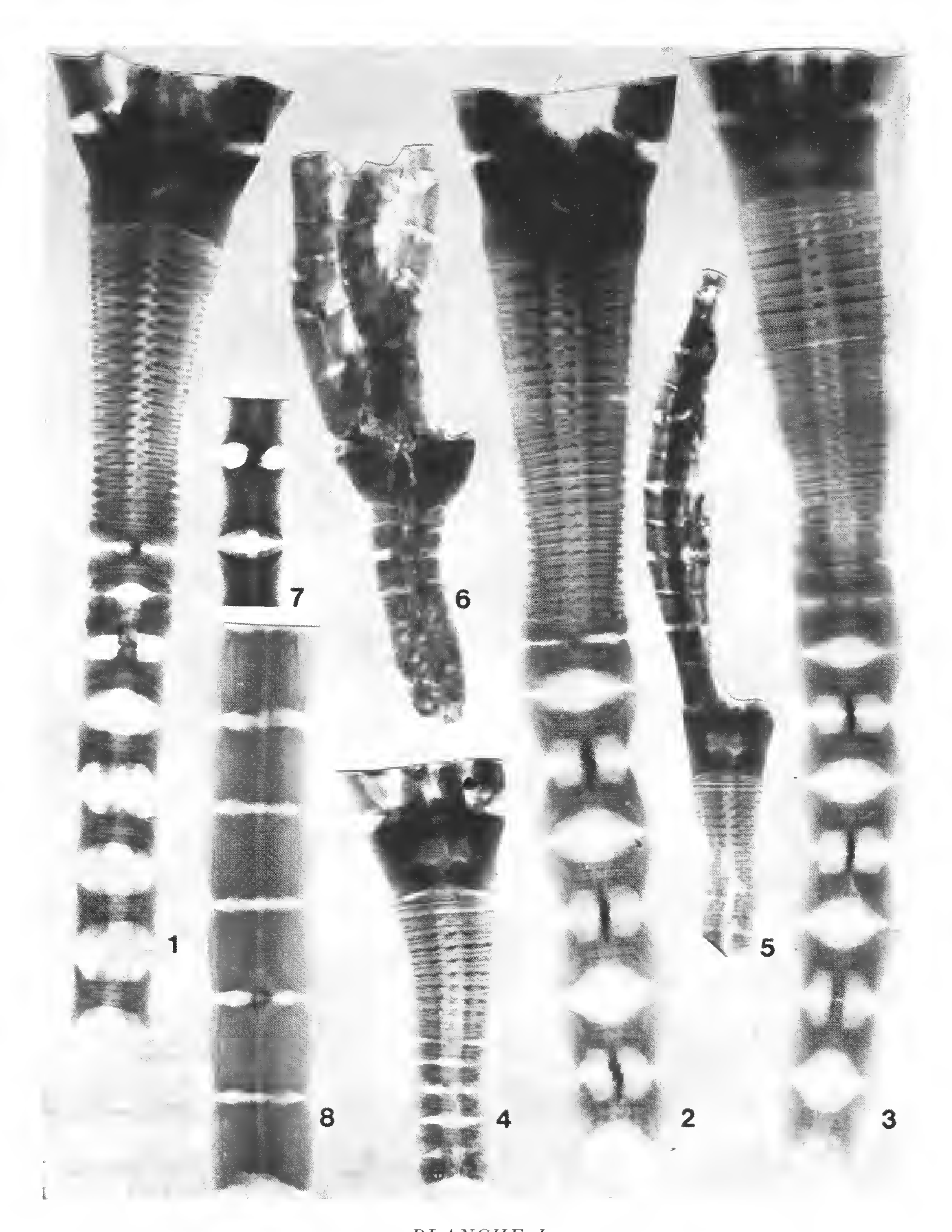



*PLANCHE I*

## PLANCHE II

1 à 3. — *Conocrinus cherbonnieri* Roux : 1, Holotype, portion proximale. × 13 ; 2, Holotype, columnales de la mésistèle. × 13 ; 3, Holotype. × 6,5.

4 à 5. — *Porphyrocrinus incrassatus* (Gislen) : 4, Portion proximale de Sp. 1 (Z 429). × 13 ; 5, Portion distale du pédoncule de Sp. 1 (Z 429). × 13.

6 à 8. — *Democrinus parfaiti* Perrier : 6, Portion proximale de Sp. 1 (W 377). × 6,5 ; 7, Portion distale du pédoncule du même Sp. × 6,5 ; les flèches indiquent la synostose distale précoce ; 8, Portion proximale de Sp. 2 (W 377). × 13.

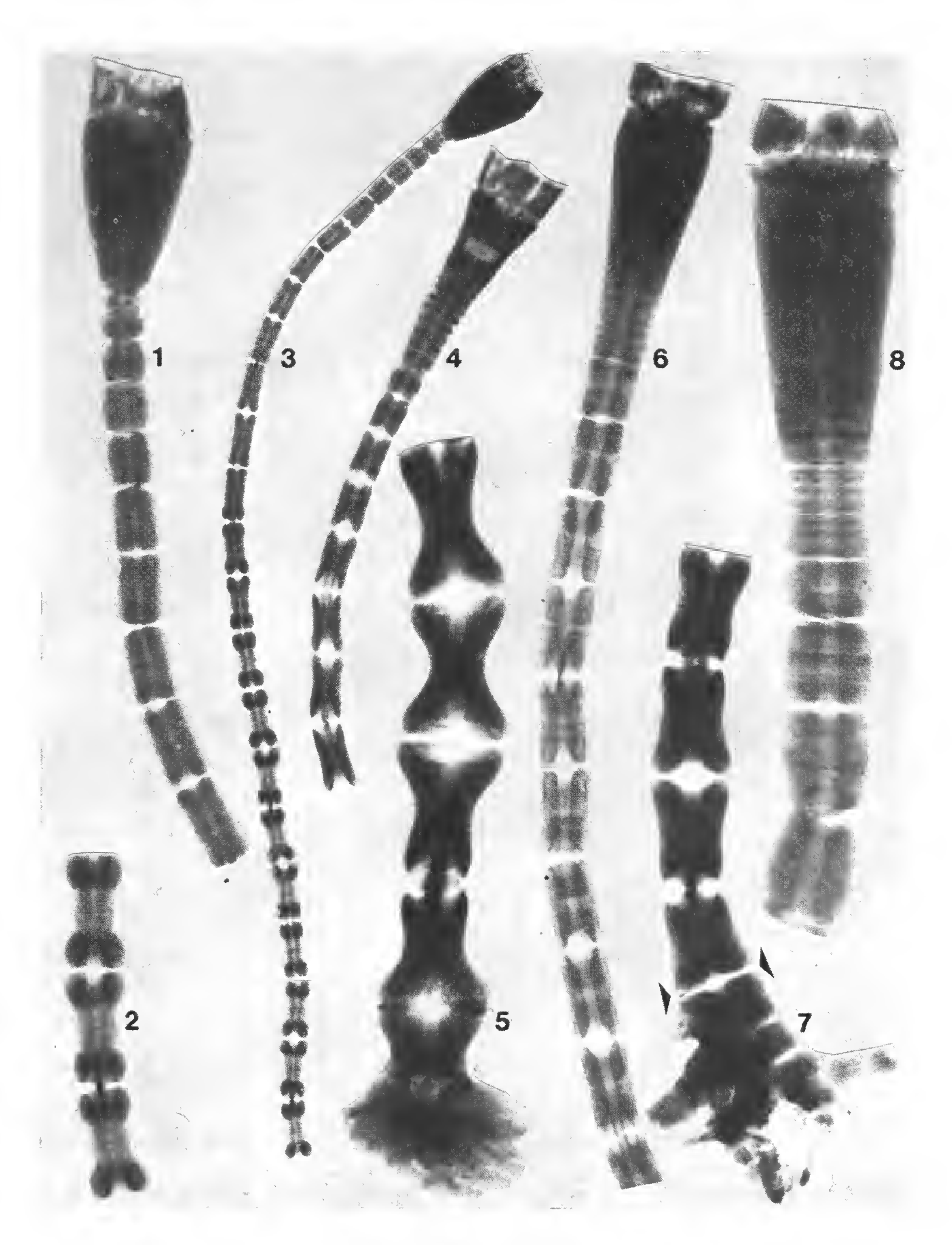



*PLANCHE II*

## PLANCHE III

Pédoncule de *Zeuctocrinus gisleni* A. M. Clark :

1. — Seconde articulation proximale. Les flèches indiquent les témoins d'une précédente symétrie pentaradiée. × 27.
2. — Articulation proximale de la mésistèle. Détail de la crête fulcrale. × 100.
3. — Vue générale de la même columnale. × 27.
4. — Radiographie de la portion proximale du pédoncule (articulations 3 à 7). × 6.
5. — Articulation distale. × 22.
6. — Même articulation. × 50.
7. — Coupe médiane transversale d'une columnale distale. × 27.

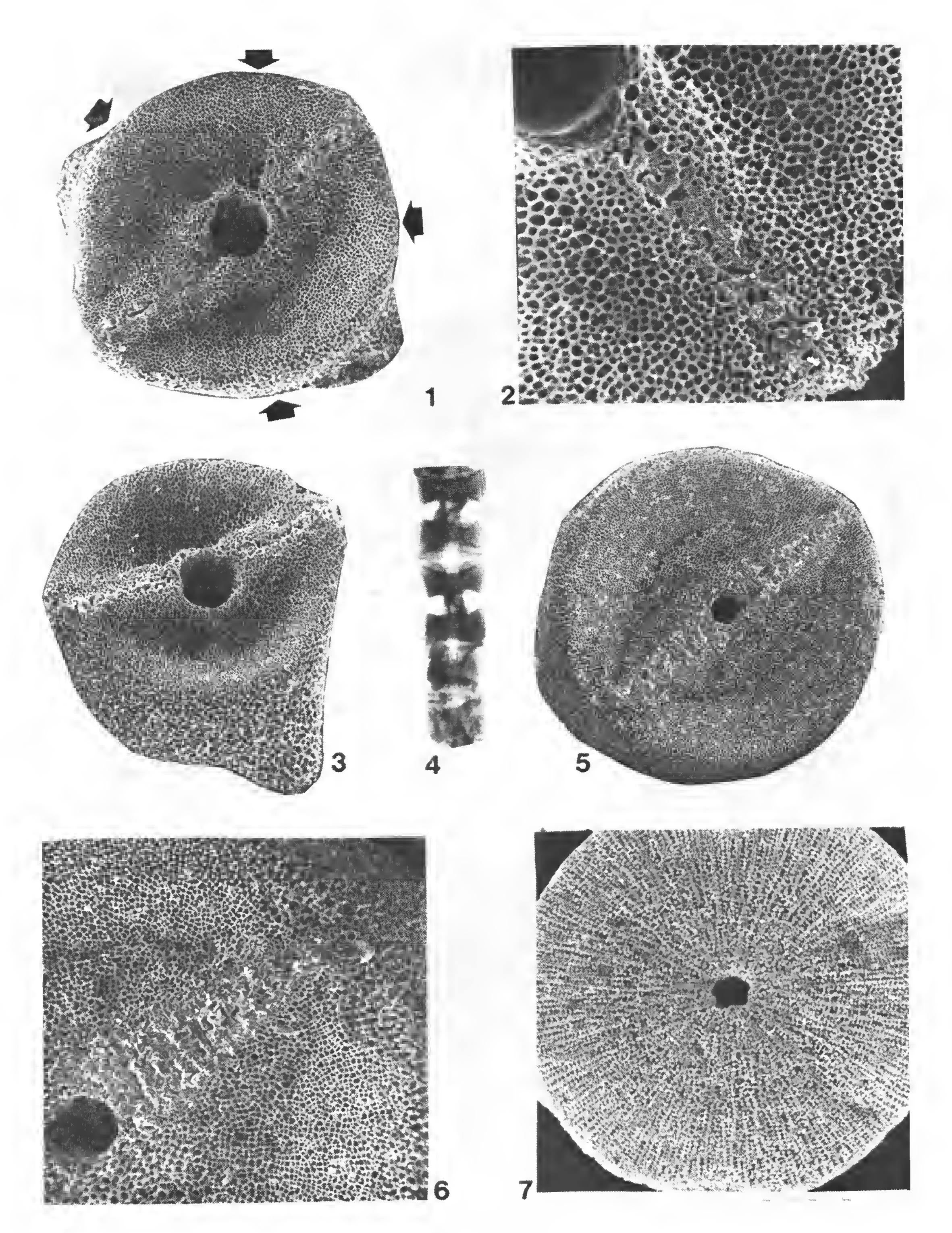



*PLANCHE III*

## PLANCHE IV

1 et 2. — *Conocrinus cherbonnieri* Roux : 1, Articulation proximale de la mesistèle. × 100 ; 2, Même articulation. Crête fulcrale. × 300.
3 et 4. — *Conocrinus cabiochi* Roux : 3, Articulation distale de la mésistèle. Crête fulcrale. × 100 ; 4, Même articulation. Vue générale. × 40.
5 à 8. — *Conocrinus cherbonnieri* Roux : 5, Articulation distale. × 60 ; 6, Même articulation. Crête fulcrale. × 110 ; 7, Articulation distale de la mésistèle. × 110 ; 8, Autre articulation distale. × 140.

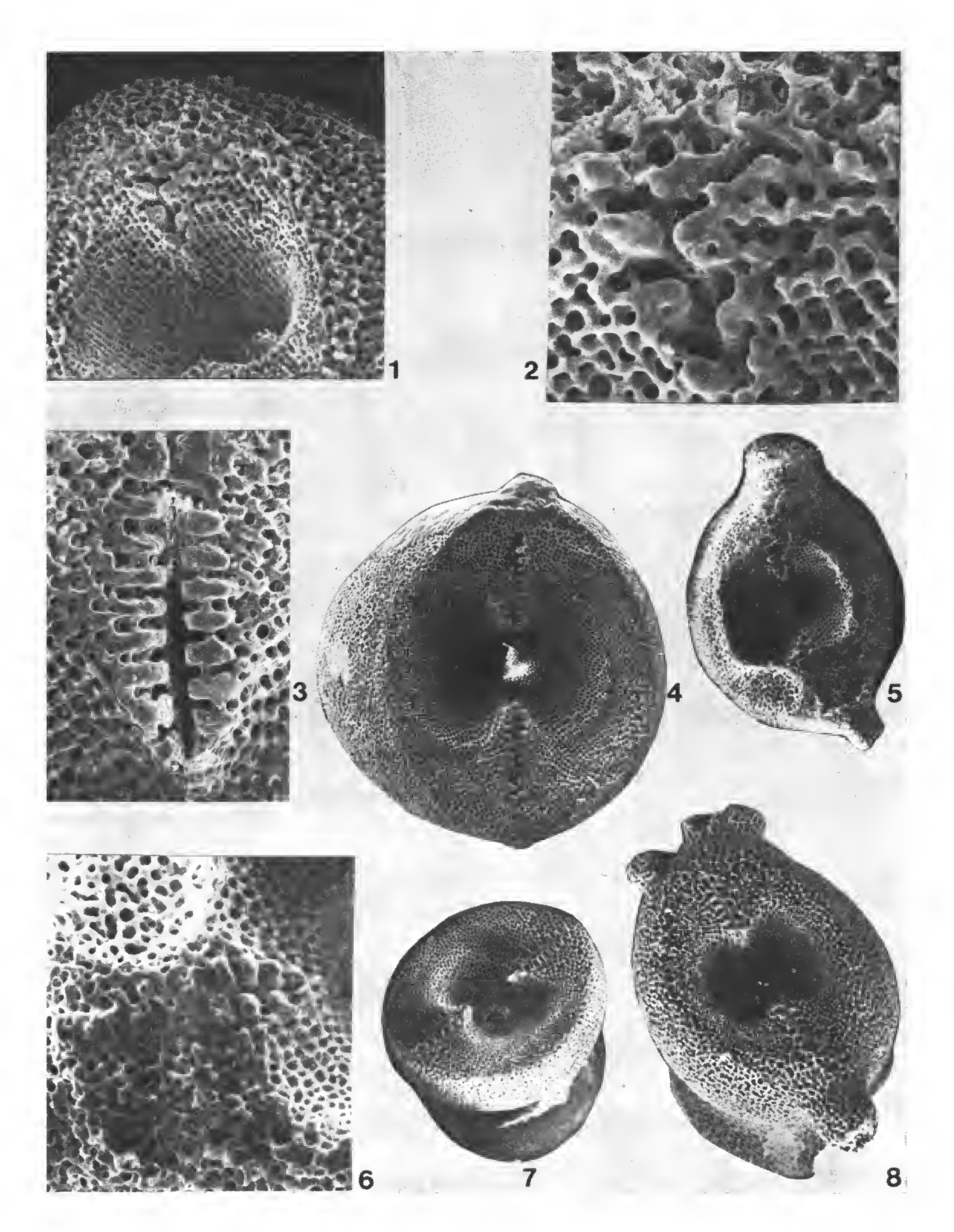



*PLANCHE IV*

## PLANCHE V

Pédoncule de *Democrinus parfaiti* Perrier :

1. — Deuxième columnale proximale. × 200.
2. — Troisième articulation proximale. Détail du réseau β syzygial périphérique. × 300.
3. — Même articulation. Vue générale. × 60.
4. — Articulation proximale suivante. Amorce de crête fulcrale. × 300.
5. — Articulation distale de la proxistèle. Vue générale. × 60.
6. — Même articulation. Ébauche de crête fulcrale. × 300.

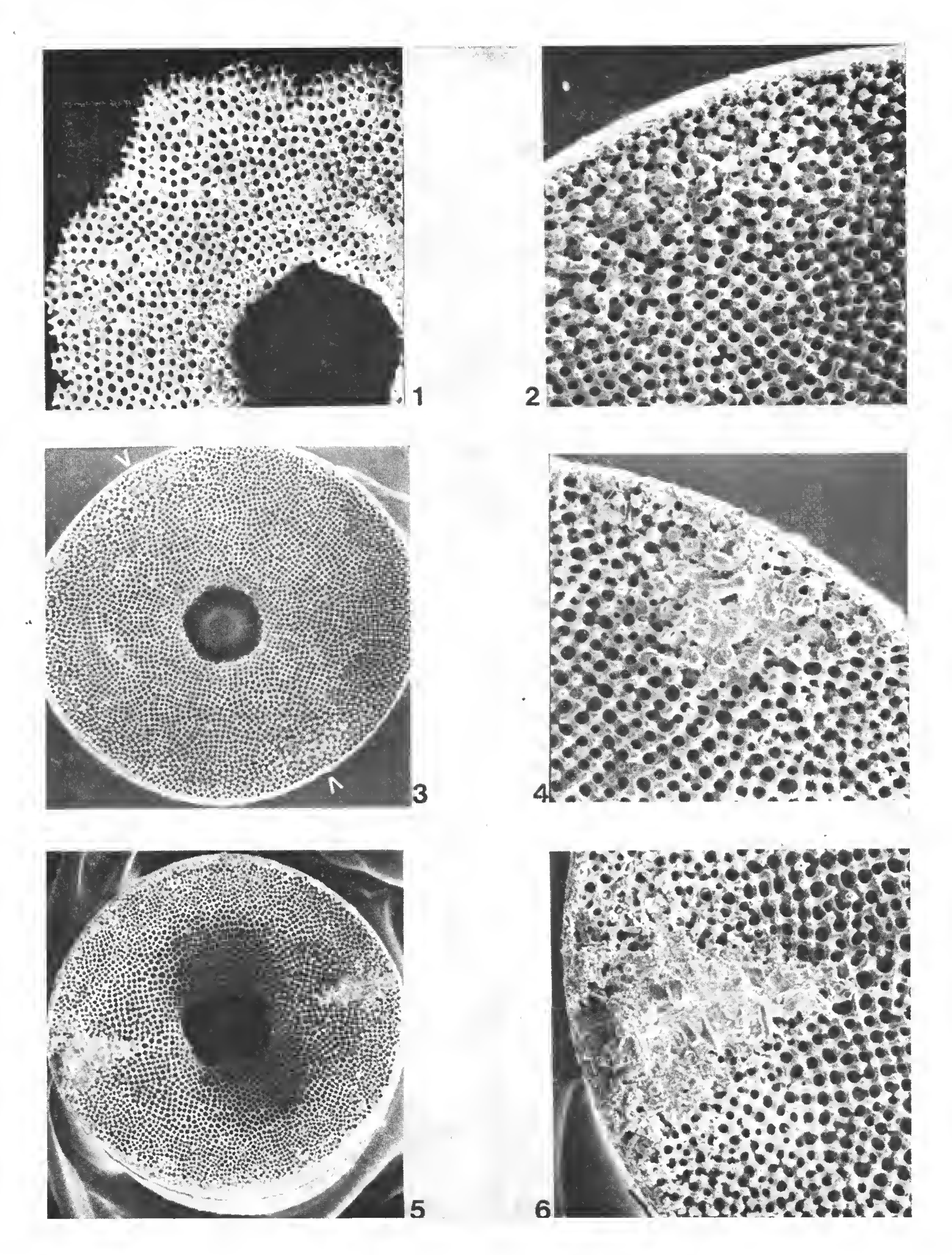



*PLANCHE V*

## PLANCHE VI

Pédoncule de *Democrinus parfaiti* Perrier :

1. — Articulation proximale de la mésistèle. × 55.
2. — Articulation du milieu de la mésistèle. × 60.
3. — Articulation distale. × 55.
4. — Même articulation. Crête fulcrale. × 160.
5. — Synostose distale précoce. × 70.
6. — Même articulation. Détail du stade « *Conocrinus* » juvénile ankylosé. × 150.

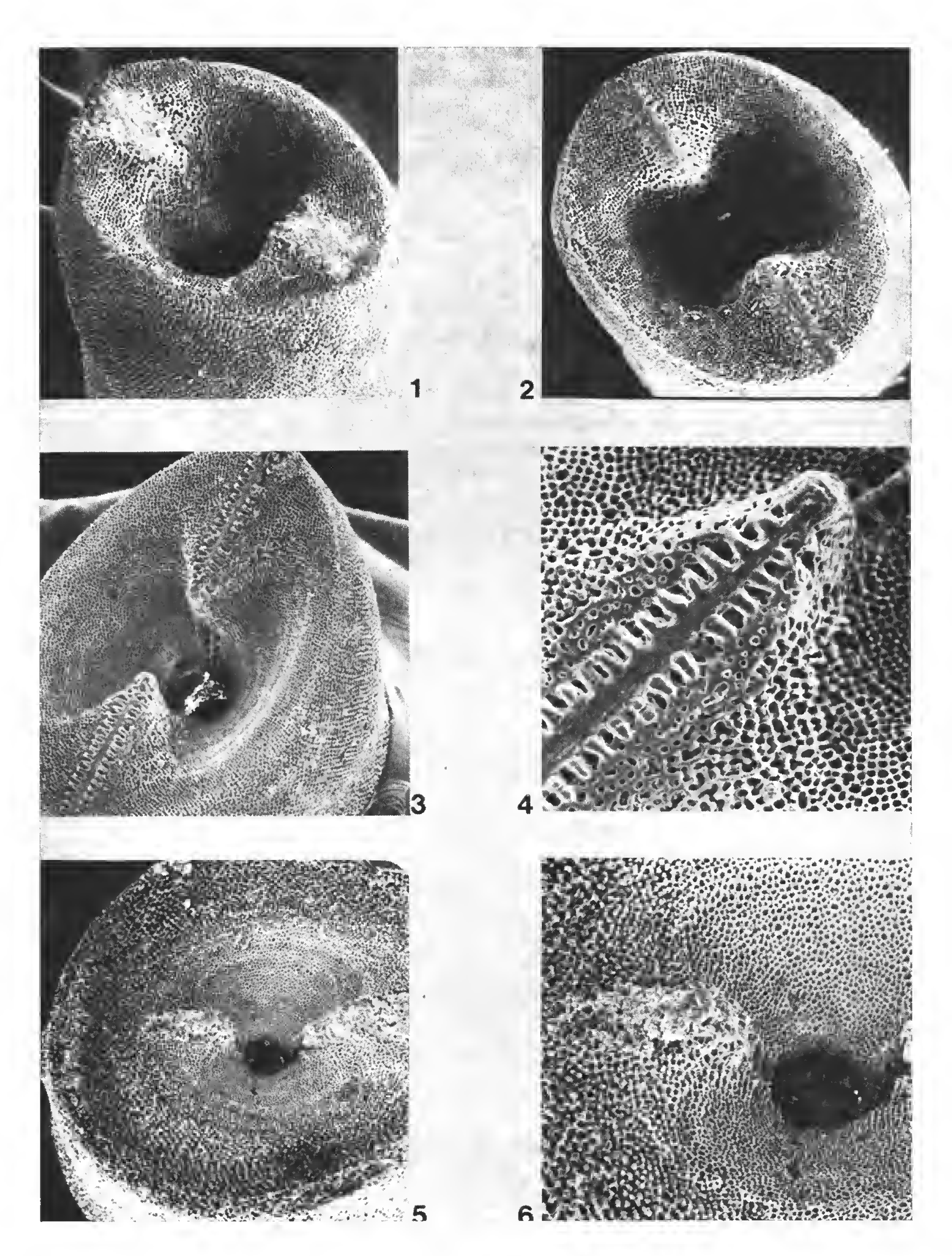



*PLANCHE VI*

## PLANCHE VII

Pédoncule de *Porphyrocrinus thalassae* nov. sp. :

1. — Première articulation proximale. × 60.
2. — Articulation proximale de la proxistèle de Sp. 4. Ébauche des crêtes syzygiales radiaires. × 60.
3. — Articulation plus distale de la proxistèle de Sp. 4. × 60.
4. — Articulation pentaradiée du milieu de la proxistèle de Sp. 3. Crêtes syzygiales évoluées. × 50.
5. — Articulation pentariadée distale de la proxistèle de Sp. 4. × 30.
6. — Articulation multiradiée proximale de la proxistèle de Sp. 3. × 18.

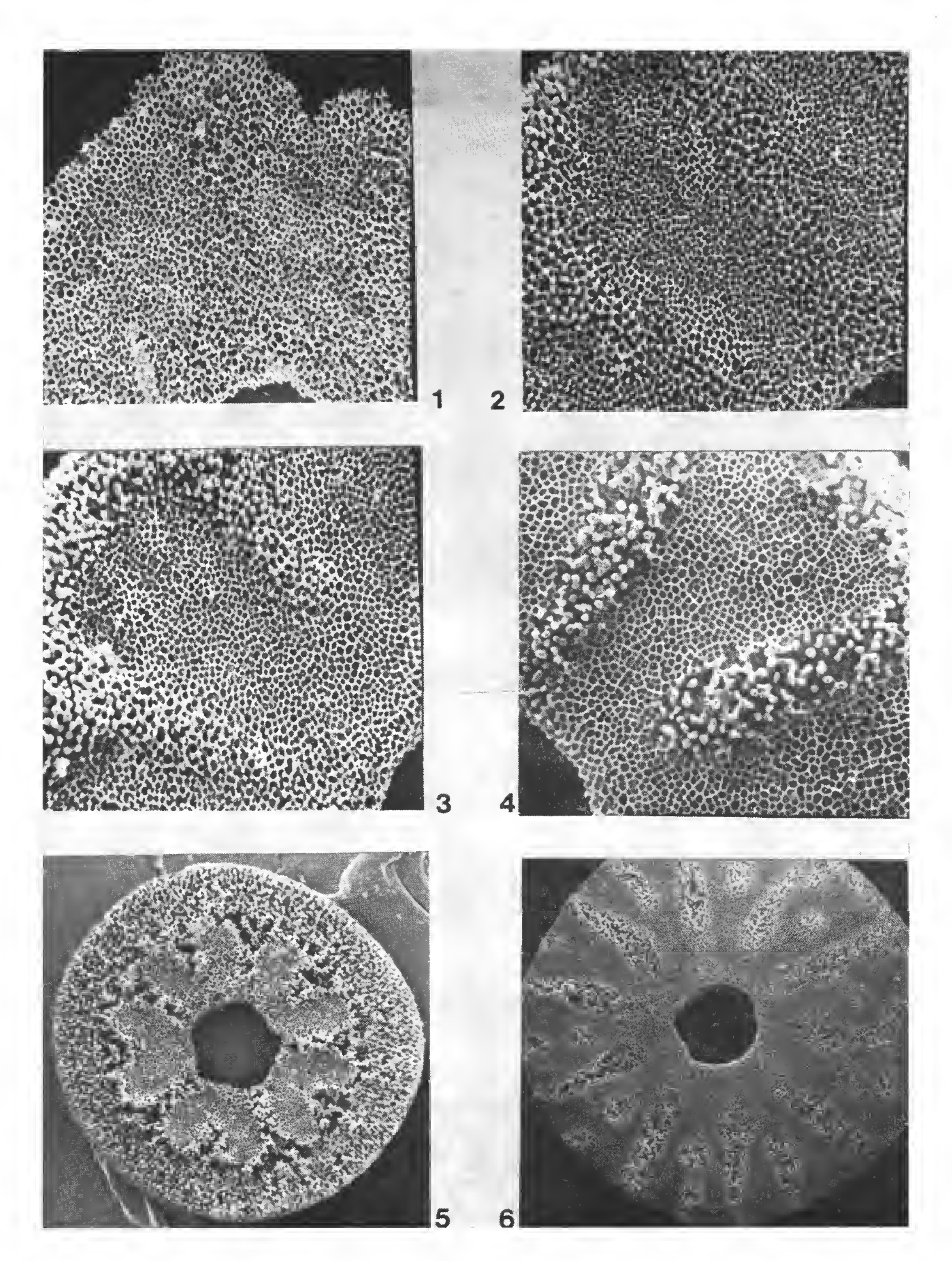



*PLANCHE VII*

## PLANCHE VIII

Pédoncule de *Porphyrocrinus thalassae* nov. sp. :

1. — Dernière articulation de la proxistèle de Sp. 4. La flèche indique l'amorce de l'envahissement de l'épifacette par le réseau α aréolaire. × 60.
2. — Première articulation de la mésistèle de Sp. 3. Les flèches indiquent la crête syzygiale qui deviendra la crête fulcrale de la synarthrie naissante. × 60.
3. — Articulation triradiée au niveau du passage de la proxistèle à la mésistèle de Sp. 3. × 30.
4. — Articulation suivante de Sp. 3. Crête fulcrale primitive. × 60.
5. — Articulation du début de la mésistèle de Sp. 3. Vue de profil. × 25.
6. — Même articulation. Vue de dessus. G, gouttière de butée. × 25.

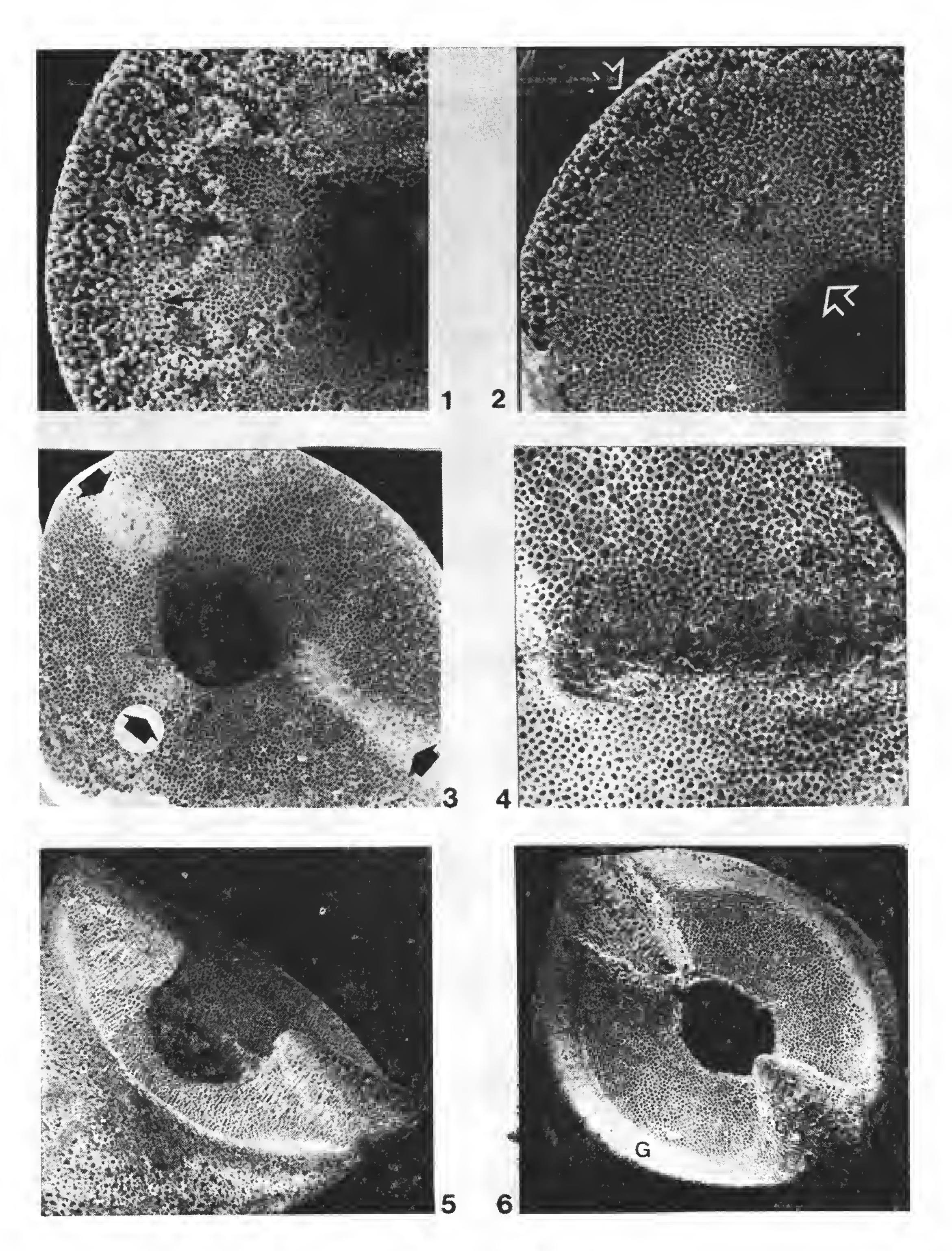



*PLANCHE VIII*

## PLANCHE IX

Pédoncule de *Porphyrocrinus thalassae* nov. sp. :

1. — Synarthrie évoluée de la distèle (fragment isolé d'un spécimen âgé). × 18.
2. — Articulation (stade « *Democrinus* ») de la portion distale de la mésistèle de Sp. 7.
3. — Syzygie secondaire tardive (fragment isolé d'un spécimen âgé). Détail de la crête fulcrale. × 90.
4. — Même articulation. × 30.
5. — Syzygie secondaire précoce (fragment isolé d'un spécimen âgé). Détail du stade « *Conocrinus* » conservé au centre de la facette. × 45.
6. — Coupe transversale près du plan médian d'une columnale distale identique à celle de la fig. 1. Détail du stade « *Conocrinus* ». × 80.

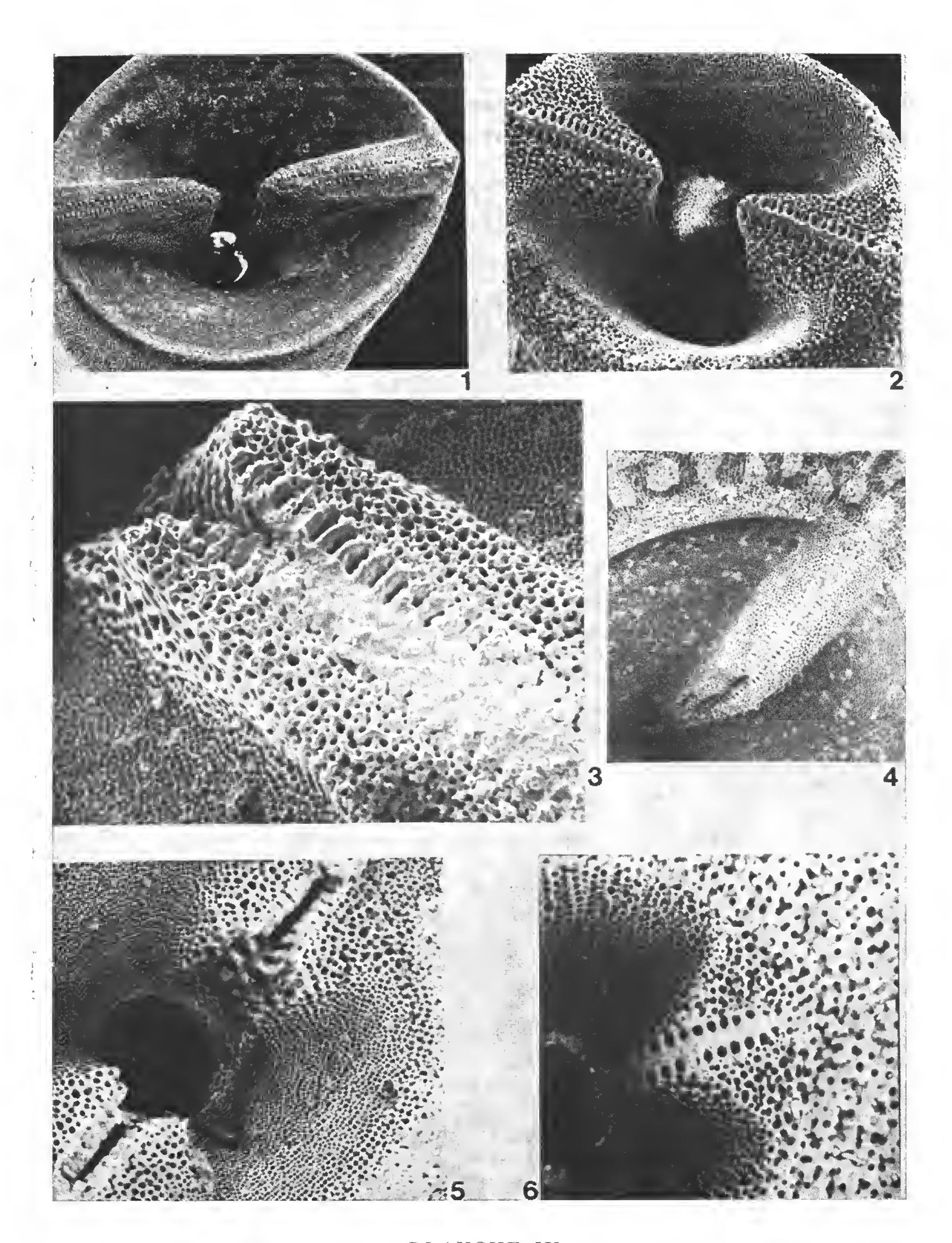



*PLANCHE IX*

PLANCHE X

Pédoncule de *Porphyrocrinus incrassatus* (Gislen) :

1. — Articulation de la proxistèle. × 120.
2. — Même articulation. Facette opposée. × 120.
3. — Détail de la précédente. × 250.
4. — Articulation de la mésistèle. × 50.
5. — Même articulation. Crête fulcrale. × 180.
6. — Articulation distale. Crête fulcrale. × 100.
7. — Même articulation. Vue générale. × 45.

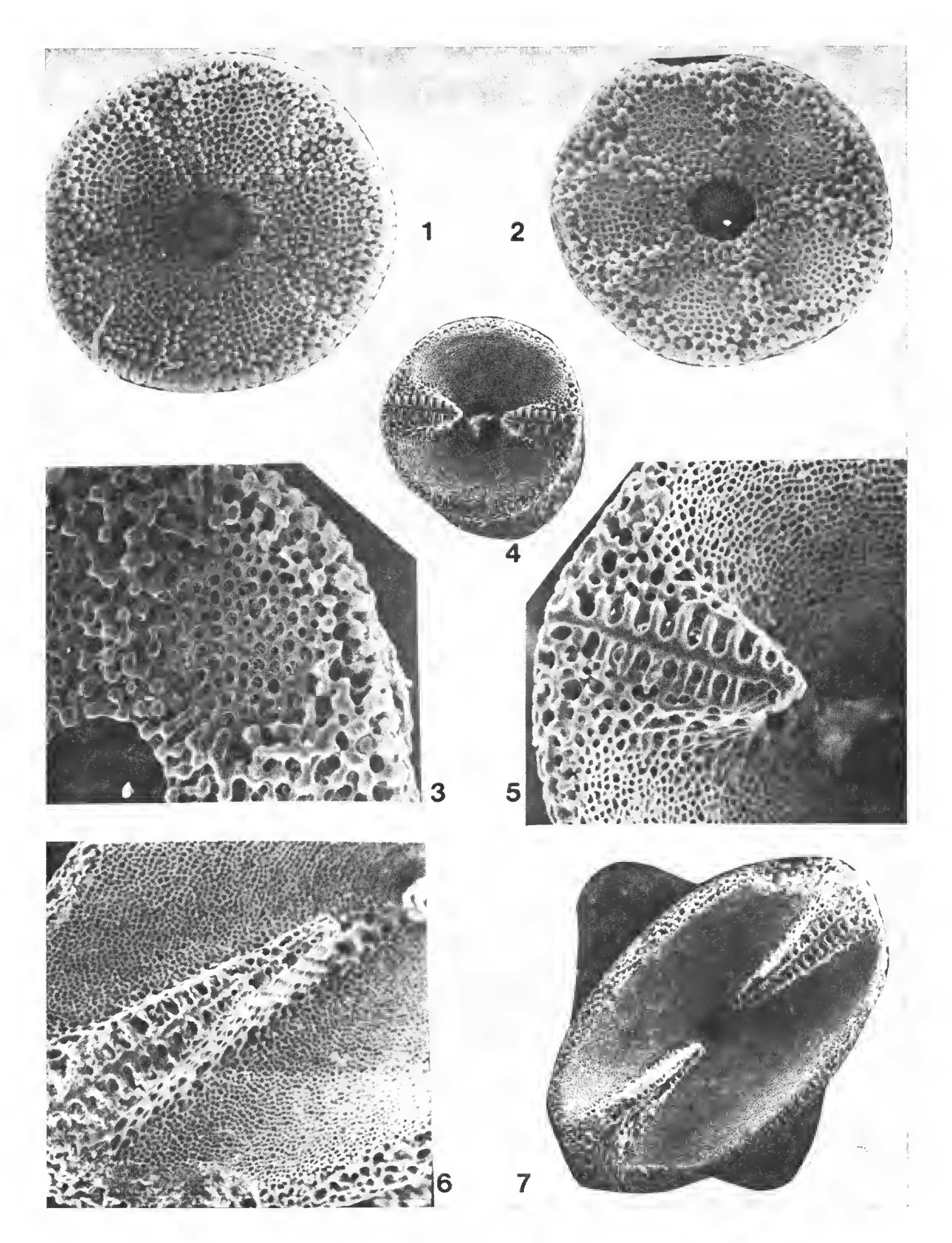



*PLANCHE X*

*Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 3e sér., n° 426, janv.-févr. 1977,
Zoologie 296 : 25-84.

*Achevé d'imprimer le 30 avril 1977.*

IMPRIMERIE NATIONALE

7 564 001 5

## Recommandations aux auteurs

Les articles à publier doivent être adressés directement au Secrétariat du ***Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle***, 57, rue Cuvier, 75005 Paris. Ils seront accompagnés d'un résumé en une ou plusieurs langues. L'adresse du Laboratoire dans lequel le travail a été effectué figurera sur la première page, en note infrapaginale.

Le *texte* doit être dactylographié à double interligne, avec une marge suffisante, recto seulement. Pas de mots en majuscules, pas de soulignages (à l'exception des noms de genres et d'espèces soulignés d'un trait).

Il convient de numéroter les *tableaux* et de leur donner un titre ; les tableaux compliqués devront être préparés de façon à pouvoir être clichés comme une figure.

Les *références bibliographiques* apparaîtront selon les modèles suivants :

Bauchot, M.-L., J. Daget, J.-C. Hureau et Th. Monod, 1970. — Le problème des « auteurs secondaires » en taxionomie. *Bull. Mus. Hist. nat., Paris*, 2e sér., 42 (2) : 301-304.

Tinbergen, N., 1952. — The study of instinct. Oxford, Clarendon Press, 228 p.

Les *dessins* et *cartes* doivent être faits sur bristol blanc ou calque, à l'encre de chine. Envoyer les originaux. Les *photographies* seront le plus nettes possible, sur papier brillant, et normalement contrastées. L'emplacement des figures sera indiqué dans la marge et les légendes seront regroupées à la fin du texte, sur un feuillet séparé.

Un auteur ne pourra publier plus de 100 pages imprimées par an dans le *Bulletin*, en une ou plusieurs fois.

Une seule épreuve sera envoyée à l'auteur qui devra la retourner dans les quatre jours au Secrétariat, avec son manuscrit. Les « corrections d'auteurs » (modifications ou additions de texte) trop nombreuses, et non justifiées par une information de dernière heure, pourront être facturées aux auteurs.

Ceux-ci recevront gratuitement 50 exemplaires imprimés de leur travail. Ils pourront obtenir à leur frais des fascicules supplémentaires en s'adressant à la Bibliothèque centrale du Muséum : 38, rue Geoffroy-Saint-Hilaire, 75005 Paris.

---


MUSEUM
NATIONAL
D'HIST. NAT.